CAHIERS DE BIOLOGIE MARINE

TOME I
CAHIER 4
1960

EDITIONS DE LA
STATION BIOLOGIQUE DE
ROSCOFF

Tome I — N° 4 — 4e trimestre 1960

CAHIERS DE BIOLOGIE MARINE

(PUBLICATION TRIMESTRIELLE)

ÉDITÉS PAR

CHARLES BOCQUET
Caen

PIERRE DRACH
Paris et Roscoff

MAURICE FONTAINE
Paris

CLAUDE LÉVI
Strasbourg

MARCEL PRENANT
Paris

BERTIL SWEDMARK
Kristineberg

et

GEORGES TEISSIER
Paris et Roscoff

Les Cahiers de Biologie Marine publient, sous forme de mémoires, de notes et, éventuellement, de revues et de chroniques, des études consacrées aux organismes marins et à leur milieu.

Le Comité de rédaction souhaite recevoir des manuscrits portant sur les aspects les plus divers de la Biologie Marine et de l'Océanographie. Les textes pourront, s'il est nécessaire, être publiés en une langue autre que le français, mais devront, dans ce cas, être accompagnés d'un résumé en français.

Le tome annuel sera composé normalement de quatre cahiers. Si le Comité de rédaction juge utile de consacrer un cahier supplémentaire à la publication d'un mémoire particulièrement volumineux, ce cinquième cahier sera compris dans le prix de l'abonnement annuel.

La correspondance scientifique et les manuscrits doivent être adressés à

M. le Professeur G. TEISSIER
Directeur des Cahiers de Biologie Marine
Laboratoire de Zoologie, 1, rue Victor-Cousin, Paris-Ve

Les abonnements sont reçus par

Inderdoc - Périodiques
12, rue Pierre - Curie, Paris-Ve
— C. C. P. Paris 11.188-05 —

Abonnement pour 1960 : 60 NF — Le Cahier : 15 NF

HOMMAGE DES ÉDITEURS

RECONSTITUTION DU SQUELETTE DE L'ÉPONGE *OPHLITASPONGIA SERIATA* (GRANT) A PARTIR DE SUSPENSIONS CELLULAIRES

par

Claude Lévi

Faculté des Sciences de Strasbourg

Résumé

On étudie la reconstitution du squelette d'*Ophlitaspongia seriata* après dissociation cellulaire. La spongine apparaît et se développe sur le substrat et autour des mégasclères primitifs, puis les fibres de spongine sont sécrétées par des spongoblastes, cellules amœboïdes. Des fibres secondaires se forment aussitôt et le jeune squelette est réticulé.

Une révision des Clathriidae des côtes de France (Lévi, 1960) m'a récemment convaincu de l'utilité d'une étude des stades postlarvaires d'un grand nombre de Démosponges. Nous ne possédons, en effet, que des descriptions généralement sommaires d'éponges adultes, dont l'organisation histologique est définitive, auxquelles se joignent, dans quelques cas, l'étude de certains stades embryonnaires ou celle de la morphologie et de l'histologie larvaires. Dans les meilleurs travaux sur l'histogénèse postlarvaire, l'attention est nettement attirée sur la mise en place du choanosome et sur le développement du système aquifère. Presque toutes les descriptions s'arrêtent à la phase finale du « rhagon » fonctionnel quel que soit son type anatomique.

La germination des gemmules, assez facilement provoquée, a, d'autre part, favorisé l'étude histogénétique des Démosponges d'eau douce, *Ephydatia* ou *Spongilla* (Brien, Bronsted, Ankel et coll.), accompagnée de considérations physiologiques.

Wilson (1907, 1910-1911) a mis au point une troisième méthode d'étude de l'histogénèse des Eponges, en opérant la dissociation des éléments cellulaires, qui est suivie d'une réorganisation du choanoderme et de l'ectomésenchyme. Les travaux ultérieurs dans ce domaine sont nettement orientés vers l'étude des réactions de contact cellulaire et du déplacement des cellules amoeboïdes ou vers l'homologation de cette histogénèse provoquée au développement normal postlarvaire.

Les résultats de ces trois types d'observation sont parfaitement

Cahiers de Biologie Marine
Tome I - 1960 - pp. 353-358.

cohérents et montrent que la réalisation d'un éponge fonctionnelle se produit de façon identique, quelle que soit l'origine du massif cellulaire initial (tissu larvaire, archéocytes gemmulaires ou cellules de l'éponge adulte, dissociées).

On trouve cependant peu de renseignements sur le squelette dans cet ensemble de travaux ; il est vrai qu'il s'agit là d'une préoccupation de systématicien, dont on trouve l'écho dans de petites notes de Topsent (1924) et Burton (1931, 1933) et dans le magnifique travail de Wilson.

Au cours du développement de la plupart des éponges étudiées, le squelette apparaît, soit au stade larvaire, soit après la fixation, lorsque les premières étapes de la métamorphose sont achevées. Il est d'ailleurs vraisemblable qu'une partie des éléments de la spiculation larvaire est éliminée lors des bouleversements consécutifs à la fixation et ce point reste à éclaircir chez beaucoup de Poecilosclérides. Beaucoup de larves contiennent des spicules de type adulte et, seules, quelques rares larves possèdent déjà des fibres de spongine ou des nodules de spongine.

Le polymorphisme de nombreuses espèces de Spongiaires pose de délicats problèmes aux Systématiciens et l'étude classique d'un squelette dissocié n'apporte pas toujours les renseignements souhaités. Il suffit d'examiner par exemple quelques Clathriïdae pour s'en rendre compte. L'organisation de la charpente est certainement un bien meilleur critère de détermination supraspécifique que la composition exacte de la spiculation, mais c'est ici que réside la difficulté. La forme dressée ou ramifiée et la forme encroûtante d'une même espèce n'exigent pas nécessairement le même type de charpente squelettique et la diagnose des formes encroûtantes est toujours sujette à caution puisqu'on peut, en théorie, les considérer comme des stades postlarvaires d'éponges adultes massives ou dressées. Comme le souligne Topsent (1924) « les *Raspailia* jeunes peuvent être prises pour des *Eurypon*... et les *Anchinoe* se montrent parfois d'abord comme des *Hymedesmia* ». L'acquisition d'une plus grande masse de tissu entraîne évidemment la transformation de l'appareil de soutien.

PLANCHE I

Fig. 1. — Coupe d'une région centrale d'*Ophlitaspongia seriata* (Grant), deux mois après la dissociation. × 200.

L'éponge, réorganisée, avec ectosome, cavité sous-dermique, zone choanosomique et aquifère et massif cellulaire basal en cours de différenciation, a déjà son squelette de fibres réticulé qui s'élève à partir de la lame basale de spongine.

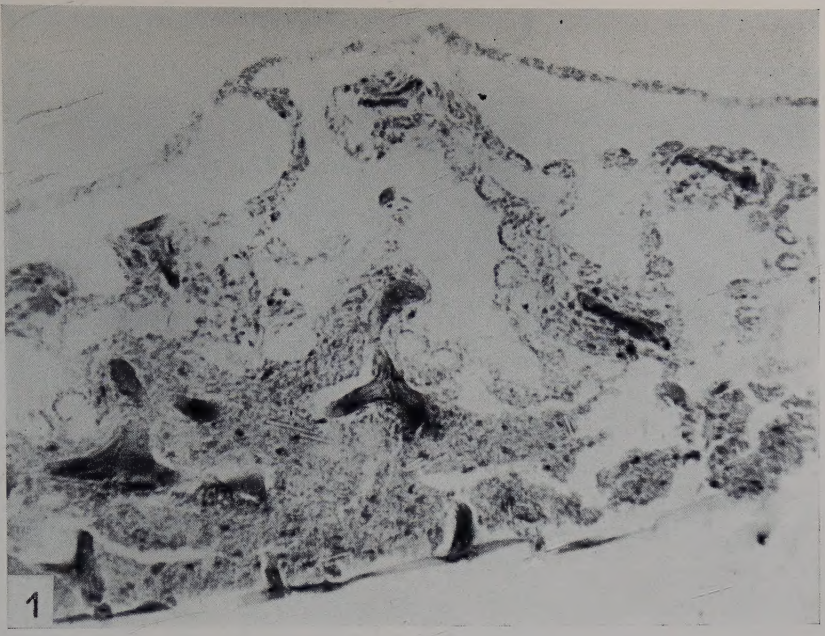
Fig. 2. — Région choanosomique d'un réorganisat de deux mois. × 1.400.

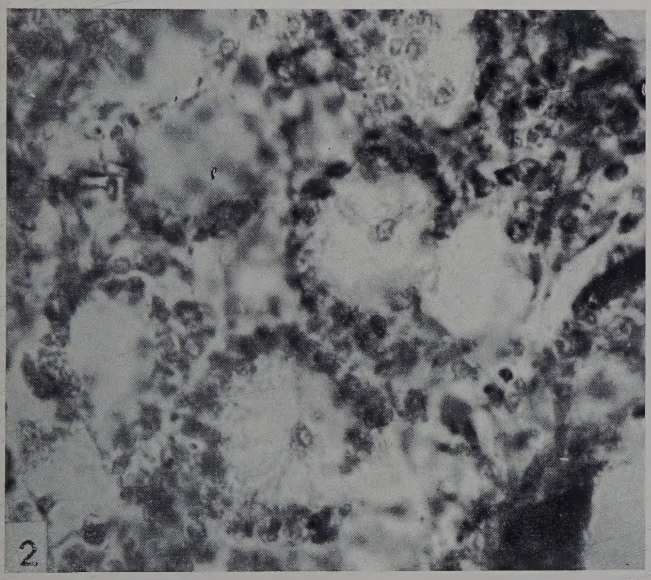
Noter la présence d'une cellule centrale dans certaines corbeilles vibratiles.

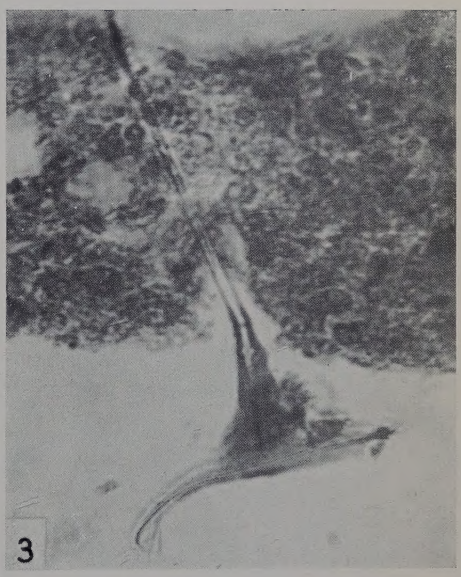
Fig. 3. — Ebauche de fibre principale dans un réorganisat de trois semaines : un jeune acanthostyle est enveloppé partiellement par la spongine basale. × 1.400.

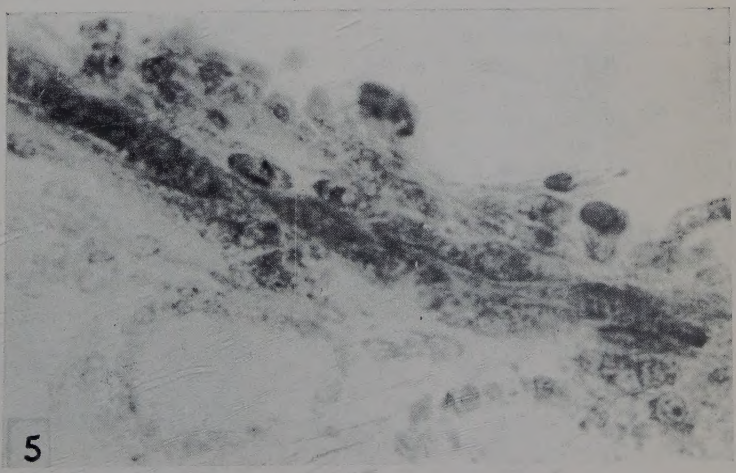
Fig. 4. — Réorganisat de deux mois : fibre en fin de croissance avec spongoblastes fusiformes. × 1.400.

Fig. 5. — Traînée d'amoebocytes spongoblastes avant l'apparition de la fibre. × 1.400.



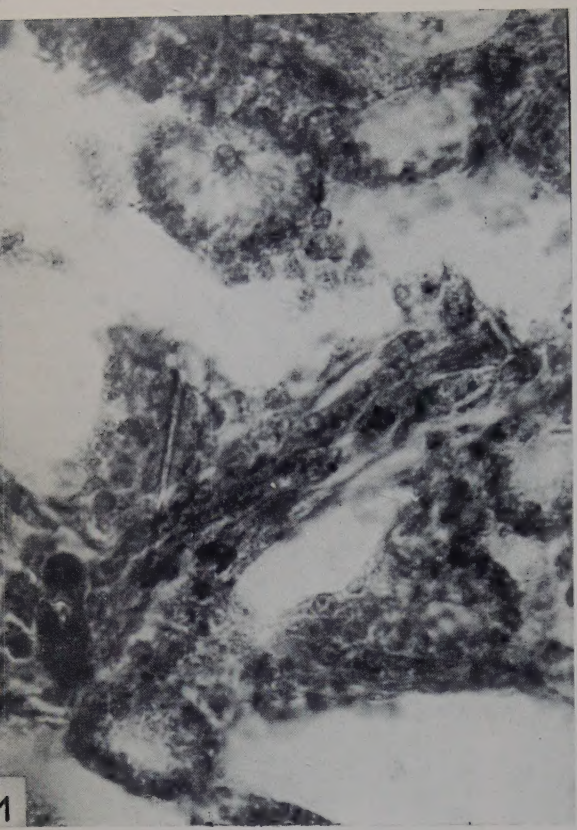


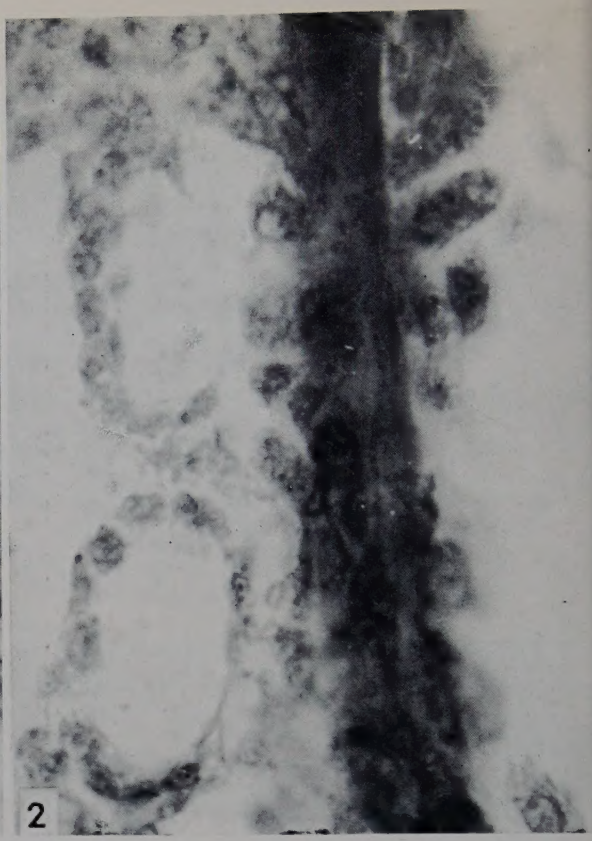


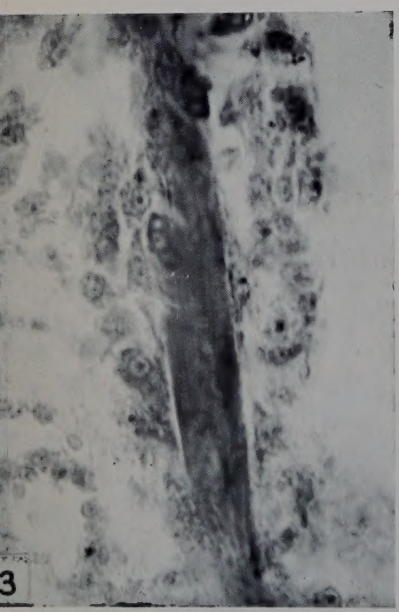


C. Lévi

PLANCHE I







C. Lévi

PLANCHE II

Cependant, la détermination de nombreuses espèces encroûtantes et l'étude postlarvaire de plusieurs Poecilosclérides m'ont convaincu que le squelette typique, l'organisation de la charpente définitive étaient acquis de façon extrêmement précoce chez des éponges d'épaisseur minimum (sauf dans certains cas particuliers, tels que les axes de pédoncules chez les formes dressées).

Pour en faire la démonstration, j'ai choisi l'une des rares espèces des côtes de la Manche, qui me semblait convenir : *Ophlitaspongia seriata* (Grant). Capable d'atteindre quelques millimètres d'épaisseur, cette éponge reste le plus souvent tout à fait encroûtante dans la zone intercotidale. Sa charpente est d'un type réticulé analogue à celle des Dictyocératides, comme à celle des vraies *Clathria*. Elle se distingue ainsi de la charpente plumeuse des *Microciona*, généralement considérée comme un stade initial du développement de la charpente des *Clathria*. Chez *Ophlitaspongia* adulte, les fibres de spongine (du type B de Gross et all., 1956) englobent les bases de petits styles siliceux et parfois l'ensemble du spicule. On peut distinguer comme chez les Eponges Cornées, des fibres principales, reliées par des fibres de connexion, un peu plus petites, souvent obliques et de longueur variable.

Au cours des mois d'août et de septembre 1959, j'ai récolté sur les grèves de Roscoff, plusieurs *Ophlitaspongia seriata* (Grant) en reproduction, dont les larves, libérées, se sont métamorphosées normalement. Leur structure est en tous points analogue à celle des parenchymellas de *Clathria* (Maas, 1893). Elles contiennent déjà à leur libération, un faisceau peu épais de mégasclères très grêles, où il est difficile de reconnaître les styles définitifs et, plus rarement, de très petits toxes, microsclères caractéristiques de l'espèce. Possédant ce matériel de comparaison, j'ai procédé à des dissociations d'éponge adulte, à travers une soie à bluter, suivant la technique ancienne de Wilson et obtenu des réorganisats à systèmes aquifères simples, monoosculaires ou polyosculaires ou à systèmes composés polyétoilés, obtenus par développement d'un important massif cellulaire initial, ou par fusion de systèmes initialement monoétoilés. Dans les mêmes récipients, certains systèmes entrent en involution et d'autres subissent des phases alternantes d'expansion et de rétraction, dont le détermi nisme reste à élucider.

La phase d'histogénèse adulte normale postlarvaire dure approximativement deux-trois jours et la réorganisation après dissociation de massifs cellulaires nettement plus importants est achevée vers le huitième jour après une période de latence apparente, suivie d'une brusque expansion des masses cellulaires en lames ou en cordons.

Après trois semaines, le squelette des réorganisats est encore très rudimentaire et débute à peine, par la sécrétion de quelques spicules isolés. Pendant le deuxième mois, le squelette s'ébauche progressive-

---

PLANCHE II

Fig. 1. — Autre alignement de spongoblastes dans la région choanosomique. × 1.400.

Fig. 2. — Fibres en cours de croissance entourées de spongoblastes fusiformes ou piriformes. × 2.000.

Fig. 3, 4, 5. — Fibres en cours de croissance entourées de spongoblastes fusiformes ou piriformes. × 1.400.

ment. Les spicules principaux et les microsclères apparaissent très nombreux en tous points de l'éponge et la spongine forme d'abord une couche basale discontinue. Les plages de spongine s'étendent sur le substrat autour de la base des spicules, dressés isolés ou groupés par deux ou trois et répartis à distance à peu près régulière. Puis, la spongine englobe peu à peu ces spicules initiaux qui sont fréquemment entourés jusqu'au tiers distal, par un manchon de spongine qui s'effile assez brusquement à ce niveau et atteint presque la hauteur du spicule.

Le développement ultérieur du squelette s'accomplit par un double processus : *a*) de croissance en hauteur des fibres, qui consolident toujours des alignements de spicules grêles, superposés ; et *b*) de croissance latérale, par développement de fibres de connexion qui ne renferment généralement aucun spicule.

L'éponge reconstituée, d'une épaisseur totale de 300-400 μ, contient donc un squelette parfaitement réticulé, qui ne se différencie du squelette adulte que par l'épaisseur encore fort réduite des spicules qui sont, à l'origine, presque tous incorporés en totalité dans la spongine. Il est donc inexact de penser que les jeunes spécimens ont un squelette « postlarvaire » transitoire du type morphologique plus simple microcioniforme. La phase tout à fait initiale du développement des fibres peut se comparer à un état leptoclathria très fugace et les premières ramifications des fibres apparaissent rapidement.

On doit donc noter parmi les événements essentiels :

1. L'apparition de la spongine à la base de l'éponge et tout autour des premiers spicules dressés.
2. La répartition assez régulière des mégasclères initiaux et l'élimination de nombreux spicules de ce squelette primitif.
3. Le développement de la spongine autour des spicules dans les fibres primordiales et le développement des fibres de connexion sans spicules incorporés, situation assez analogue à celle qui existe chez diverses Dictyocératides, à squelette arénacé.

En ce qui concerne le deuxième point, on ne peut donner aucune explication satisfaisante de l'écartement relativement constant des spicules dressés initiaux, phénomène qu'on observe dans tous les types d'histogénèse postlarvaire, d'autant plus qu'un grand nombre de spicules identiques restent dispersés à la base de l'éponge.

Les premier et troisième points reposent le problème de l'apparition de la spongine et de la formation des fibres pour lequel nous ne possédons aucune donnée précise.

Si la membrane basale et les ébauches fibreuses périspiculaires parlent en faveur d'un fibrogénèse de contact, le développement des fibres de connexion s'explique difficilement de la même façon et le problème se pose chez les Keratosa, dont les fibres se développent, qu'elles incorporent ou non les débris étrangers.

En 1879, Schulze étudiant le squelette de *Spongia officinalis* L. et le développement des fibres de spongine, observe la présence de cellules arrondies ou piriformes, analogues à certaines cellules du mésenchyme, qui se groupent en un épithélium plus ou moins régu-

lier autour des fibres en croissance. Ces spongoblastes, à la fin de leur période d'activité sécrétoire reprennent leur place initiale au sein du mésenchyme. Schulze a noté la présence de ces spongoblastes autour des fibres de liaison et à l'extrémité distale des fibres principales.

A l'encontre de ces observations, la formation des fibres de spongine par transformation des fibres de collagène autrefois proposée par Hyatt (1885) est soutenue par Herlant-Meewis (1948), dans une étude d'histologie comparée des éléments fibreux des Spongiaires. Chez cinq Cornacuspongiés (Céractinomorphes) étudiées, Herlant-Meewis ne peut relever la présence de spongoblastes et la spongine est, dit-elle, « destinée à isoler le parenchyme non seulement de ses propres spicules, mais encore des corps étrangers... et apparaît par transformation chimique de la substance fondamentale ».

Existe-t-il d'autre part plusieurs types de spongine dans la même éponge ? Gross, Sokal et Rougvie (1956) ont analysé les fibres du mésenchyme de *Spongia graminea* Hyatt et détecté deux types de spongine A et B qui correspondent, l'un (A) aux fibres de collagène fasciculées, abondantes dans l'ectosome, et l'autre (B) aux fibres de spongine classique du squelette. Les fibrilles A ne sont pas ramifiées et leur épaisseur atteint 200-275 Å alors que les fibres B, ramifiées se décomposent en faisceaux de fibrilles de moins de 100 Å. Les micrographies électroniques suggèrent que les fibres B renferment quelques éléments A mais le diamètre des fibrilles et la teneur en sucres de la spongine B ne permettent pas de l'assimiler à une simple association de fibrilles A.

La fibrogénèse B, chez *Ophlitaspongia* se réalise-t-elle directement par transformation de la mésoglée au contact de corps solides substrat spicules ou corps étrangers ou au contact et avec la participation active de spongoblastes spécialisés ou plutôt occasionnels représentés par les amoebocytes à gros noyau ? Cette dernière hypothèse paraît d'autant plus vraisemblable que les microsclères et de nombreux spicules restent absolument dégagés de toute enveloppe de spongine B.

On peut voir sur diverses préparations d'*Ophlitaspongia* reconstituées, de jeunes fibres B d'épaisseur encore faible, qui sont disposées presque perpendiculairement à la surface, entre le massif cellulaire basal et la cavité sous-dermique et sont entourées par un grand nombre d'amoebocytes fusiformes ou ovoïdes, à gros noyau nucléolé et dont le cytoplasme est très dense et très finement granuleux. L'ensemble constitue une sorte de pilier, de tractus radiaire ou oblique et sans préjuger de l'origine précise des matériaux de base des fibres, il paraît très vraisemblable que l'accumulation de ces amoebocytes est liée à l'apparition des fibres.

Autour de fibres qui mesurent 10-12 μ de diamètre, les amoebocytes spongoblastes atteignent 10 μ de long et 2-4 μ de large avec un noyau de 2-3 μ. Ces cellules s'accumulent au niveau de certains nœuds du réseau et s'alignent en divers points de l'éponge avant même que la spongine soit décelable par le bleu d'aniline. On peut encore en trouver adhérant à de petites fractions de la lame de spongine basale.

Sur la plupart des fibres en cours de croissance, on peut voir ces spongoblastes disséminés et étalés à la surface. Ils deviennent plus rares ou manquent totalement autour des fibres d'épaisseur définitive.

Dans ce dernier cas, les spongoblastes sont alors groupés en certains points limités du réseau fibreux, notamment à certains nœuds et aux extrémités des fibres principales.

Des cellules identiques sont dispersées dans le mésenchyme et restent assez abondantes dans la masse cellulaire basale encore inorganisée.

La fibrogénèse A assez abondante au niveau de l'ectosome semble dûe à une toute autre catégorie cellulaire : cellules ramifiées à cytoplasme plus clair de type collencyte.

En résumé, le squelette d'*Ophlitaspongia seriata* (Grant) reconstitué après dissociation cellulaire prend presque immédiatement sa structure réticulée définitive et les fibres de spongine principales ou secondaires de liaison se développent sous l'action de spongoblastes, amoebocytes, dont l'activité est sans doute occasionnelle, mais spécifique.

Abstract

Reorganization of skeleton in *Ophlitaspongia seriata* (Grant) from dissociated tissue cells is studied.

Spongin appears on the substratum and develops around primitive megasclera. Main and connective spongin fibers of reticulated skeleton are secreted by groups of spongoblasts which are wandering amoebocytes.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

BURTON, M., 1931. — The interpretation of the embryonic and postlarval characters of certain Tetraxonid sponges, with observations on postlarval growth stages in some species. *Proc. Zool. Soc. London, pp.* 511-525.

BURTON, M., 1933. — Observations on postlarval development in the sponge *Iophon hyndmani* (Bow.). *Ann. Mag. Nat. Hist. Série 10,* XII, *pp.* 196-201.

GROSS, J., SOKAL, Z., et ROUGVIE, M., 1956. — Structural and chemical studies on the connective tissue of marine Sponges. *Journ. of Histoch. and Cytochem.,* 4, *pp.* 227-246.

HERLANT-MEEWIS, H., 1948. — Contribution à l'étude histologique des Spongiaires. Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique, t. 79, *pp.* 5-36.

HYATT, A., 1885. — Larval theory of the origin of Cellular Tissue. *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.,* XXIII, *pp.* 45-163.

LENDENFELD, R. von, 1888. — A Monograph of Horny Sponges.

LÉVI, C., 1960. — Les Démosponges des Côtes de France. I. - Les Clathriidae. *Cah. Biol. Mar.,* I, *n°* 1. *pp.* 47-87.

MAAS, O., 1893. — Die Embryonalentwicklung und Metamorphose des Cornacuspongien. *Zool. Jahr. Abt. Morph.,* VII, *pp.* 331-448.

SCHULZE, F.E., 1879. — Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. VII. Die Familie der Spongidae. *Zeit. f. Wiss. Zoo.,* XXXII, *pp.* 593-660.

TOPSENT, E., 1924. — L'état jeune des Ectyonines. *C.R. Acad. Sc. Paris,* 178, *pp.* 141-143.

WILSON, H.V., 1910-1911. — Development of Sponges from dissociated tissue cells. *Bull. of the Bureau of Fish.,* XXX, *pp.* 1-30.

ETUDE HISTOLOGIQUE D'*ALCYONIDIUM POLYOUM* (HASSALL) CARACTÈRES STRUCTURAUX SPÉCIFIQUES D'*ALCYONIDIUM MYTILI* DALYELL (Bryozoaires Cténostomes)

par

Isabelle Matricon

Laboratoire d'Anatomie et Histologie Comparées de la Faculté des Sciences de Paris, et Station biologique de Roscoff

Résumé

L'étude histologique du Bryozoaire *Alcyonidium polyoum* a révélé l'existence d'une nouvelle catégorie cellulaire, en relation avec l'insertion de la musculature pariétale sur l'ectocyste, et retrouvée chez d'autres espèces. Il existe, de plus, chez cette forme, un processus particulier de dégénérescence du polypide et de la région péristomiale, et des loges sénescentes jouant le rôle de reins d'accumulation.

La comparaison histologique d'*A. polyoum* et d'*A. mytili* a permis de légitimer la séparation spécifique des deux formes.

INTRODUCTION ET HISTORIQUE

Les Alcyonellines sont des Bryozoaires Cténostomes à zoarium généralement charnu, encroûtant ou formant des masses lobées. Les autozoécies sont presque toujours contiguës. Il n'y a pratiquement pas de polymorphisme, donc rarement des hétérozoécies et jamais de stolon.

Il existe deux familles : *Flustrellidae* et *Alcyonidiidae*. A cette dernière appartiennent les espèces étudiées dans ce mémoire.

Alcyonidium polyoum (Hassall) possède un zoarium encroûtant qui se rencontre dans la zone littorale sur des coquilles, des pierres, surtout des algues, en particulier des *Fucus*. La localisation et la morphologie de cette espèce ont fait l'objet de descriptions nombreuses. La première est due à Hassall (1841) qui la nomme *Sarcochytum polyoum*, la séparant du genre *Alcyonidium* à cause du nombre plus élevé des tentacules, du port encroûtant du zoarium, de la forme sphérique des corps bruns. Parmi les auteurs plus récents, il faut citer : Joliet (1877), Hincks (1880), Harmer (1915), Le Brozec (1955), Bobin et Prenant (1956) ; mais aucun d'entre eux ne donne d'analyse histologique de cette forme. Le Brozec, constatant en outre le litige qui existait au sujet de la séparation spécifique entre *Alcyonidium polyoum* et *Alcyonidium mytili* Dalyell, étudie aussi cette seconde forme aux points de vue morphologique et anatomique et conclut à la disjonction des deux espèces, fondée sur des différences dans la carnosité des zoariums, le nombre des tentacules, l'anatomie du polypide, la distribution écologique.

Pour d'autres Bryozoaires, les renseignements histologiques sont plus abondants. Le plus important des travaux consacrés aux Ectoproctes est dû à Calvet (1900) qui étudie en détail l'anatomie et la physiologie de *Bugula sabatieri* Calvet. Il examine et compare ensuite une quarantaine d'autres Ectoproctes dont un *Alcyonidium* (*A. cellarioïdes* Calvet) donnant une

Cahiers de Biologie Marine
Tome I - 1960 - pp. 359-395

nomenclature des différents segments du polypide qui a été généralement utilisée depuis.

En 1959, Hyman, dans son traité sur les Invertébrés, réunit sous la rubrique « *Ectoprocta* » les connaissances que l'on possède actuellement sur ce groupe. Mais ce très important travail de compilation n'apporte pas de documents nouveaux.

Chez les autres auteurs, la disparité des problèmes traités rend nécessaire une sériation. Avant les données d'ordre physiologique (dégénérescence, bourgeonnement), il faut envisager les résultats anatomiques. Le polypide a été l'objet d'études beaucoup plus nombreuses que le cystide et son contenu cellulaire.

Silbermann (1906) chez *A. mytili*, Le Brozec (1954) chez *Flustrella hispida* (Fabricius) donnent des indications précises sur la structure et l'histologie du polypide.

En 1934, Ries et Schoelzel rappellent les différentes parties du polypide chez *Zoobothryon verticillatum* (Della Chiaje) avant d'en faire l'étude à l'aide de colorations vitales.

Quelques points de détail sont étudiés par d'autres auteurs : système nerveux et musculature par Graupner (1928), musculature striée intraépithéliale de l'œsophage chez *Alcyonidium hirsutum* (Flemming) par Henneguy (1909), musculature annulaire également striée de cet organe chez *A. polyoum* par Bronstein (1939). Ce dernier travail est, à ma connaissance, la seule étude histologique qui se réfère spécialement à *Alcyonidium polyoum*.

Pour le matériel cystidien, en dehors des données éparses que l'on trouve dans l'ouvrage de Calvet et qui sont difficilement homologables aux résultats actuels, et de quelques précisions apportées par Rey (1927) dans son travail sur les corps bruns, il faut attendre les travaux de Bobin et Prenant (1957 b) pour avoir des résultats précis, acquis par ces auteurs sur *Alcyonidium gelatinosum* (Linné).

De ces études, on peut tirer un ensemble de notions applicables aux Alcyonellines et en particulier à *A. polyoum*.

La structure du polypide est la suivante : à la couronne tentaculaire, reliée au péristome par une gaine mince et pourvue de muscles, fait suite un pharynx fortement cilié, qui débouche dans un œsophage pyramidal. Les hautes cellules œsophagiennes, renfermant chacune une très grande vacuole, possèdent dans leurs parois latérales de fins muscles striés. L'organe est gainé d'une puissante musculature également striée. Le cardia, qui le prolonge, est tubulaire, et aboutit à un estomac central élargi dans lequel s'ouvre largement un volumineux caecum. Une constriction pylorique, formée de hautes cellules abondamment ciliées, enserre l'extrémité de l'estomac, et le relie au rectum. Ce dernier s'ouvre dans la gaine tentaculaire. Des bandes musculaires lisses et un revêtement péritonéal enveloppent tout le tube digestif.

Le matériel cystidien, réparti généralement le long des parois de la loge, comprend des cellules amiboïdes à prolongements grêles, des cellules muqueuses chargées de plages de mucus, des cellules morulaires bourrées de sphérules, et des cellules à sarcolytes qui assurent l'élimination des restes musculaires pendant la dégénérescence du polypide.

Cette dégénérescence est un phénomène physiologique connu depuis Smitt (1866), mais sa relation avec la formation du corps brun n'a été mise en évidence qu'avec Nitsche (1871) chez *Flustra membranacea* (Linné, Solander), puis Joliet (1877) chez *Bugula flabellata* (J.V. Thompson) et *Bowerbankia imbricata* (Adams).

Tous les organes du polypide ne concourent pas à l'élaboration du corps brun. Pour Calvet (1900), celui-ci provient seulement de l'estomac et du rectum, le reste étant phagocyté par des « leucocytes ». C'est également l'opinion de Bobin et Prenant (1957 b) qui étudient le phénomène chez *A. gelatinosum*. Ces auteurs montrent en outre que les tentacules peuvent parfois être ingérés par l'œsophage avant de dégénérer, et que le corps brun s'enkyste souvent dans les parois de la loge.

L'existence de plusieurs corps bruns dans la même loge a été signalée souvent chez les Cténostomes (Joliet, 1877 ; Römer, 1906 ; Rey, 1927). Ces auteurs pensent que seule la persistance du corps brun au cours des cycles polypidiens successifs explique ces accumulations.

On a cru autrefois que la dégénérescence du polypide était due à l'absence, chez les Gymnolèmes, d'organe excréteur spécialisé. Calvet (1900), Römer (1906), Borg (1947) la voient en relation avec la reproduction sexuée. Borg note cependant dans son travail sur *Electra crustulenta* (Pallas) que les polypides peuvent dégénérer dans des loges et à des saisons où il n'y a pas de produits génitaux. L'accumulation des éléments génitaux serait seulement la cause originelle de la dégénérescence.

L'élimination du polypide n'entraînant pas la mort du cystide, celui-ci élabore un bourgeon qui reconstituera l'organisme. Terminant une très longue controverse au sujet de l'origine des cellules qui édifient le bourgeon polypidien (Calvet, par exemple, soutient qu'il s'agit d'éléments mésenchymateux), Ladewig (1900) chez *Bugula avicularia* Linné, et Römer (1906) chez *Bugula avicularia* et *Alcyonidium mytili* démontrent que l'ébauche a une origine épidermique. Cette opinion a prévalu depuis et bien des auteurs ont eu l'occasion d'en souligner la réalité.

Les différents stades de l'élaboration du polypide sont décrits par Agatz (1912), Herwig (1913), Soule (1954). Ce dernier auteur se fonde, pour les *Carnosa,* sur l'observation d'une quinzaine d'espèces, dont *Alcyonidium polyoum;* mais il ne se réfère pas spécialement à l'une d'entre elles au cours de sa description. Il s'intéresse surtout au moment d'apparition des différents systèmes musculaires, et voit, là, la base d'une nouvelle classification des Cténostomes.

Agatz (1912), Bronstein (1938) puis Lutaud (1959) précisent le lieu d'apparition des différents bourgeons chez *Membranipora membranacea* (Linné). L'ébauche de première génération se forme dans la partie proximale de la loge, contre la cloison postérieure, les autres au centre de la paroi frontale. Bronstein montre en outre la grande plasticité du bourgeon qui se reforme toujours après destruction expérimentale. Lutaud suit, à l'aide d'un film, les étapes de la différenciation du polypide.

Faulkner (1933) et Chrétien (1957) ne rappellent les premiers stades du bourgeonnement chez *Alcyonidium gelatinosum* que pour montrer les rapports qui existent entre le développement de l'ovaire et celui du polypide.

Enfin, Bobin et Prenant (1957 a) donnent une description détaillée de la formation du péristome et de la collerette chez *A. gelatinosum,* et prouvent que, dans cette espèce, polypide et édifice péristomial proviennent de deux proliférations successives d'une même région de l'épiderme frontal.

En résumé : la structure histologique précise d'*Alcyonidium polyoum* n'a jamais été étudiée. En revanche, quelques-uns des problèmes de cette structure ont été abordés ou élucidés chez d'autres Ectoproctes. Il était intéressant de voir les différences qui pouvaient exister entre *A. polyoum* et une espèce voisine : *A. gelatinosum,* que l'on connaît bien.

De plus, la séparation spécifique entre *A. polyoum* et *A. mytili* n'a été fondée par Le Brozec que sur des données morphologiques et anatomiques, et, d'après Hyman, l'identité des deux formes est encore communément admise. Existe-t-il des caractères histologiques permettant de confirmer ou d'infirmer les résultats de Le Brozec ? Ces quelques points font l'objet du présent travail, entrepris sur les conseils de Mlle Bobin.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Les échantillons ont été récoltés, au cours de l'été, à la station biologique de Roscoff, sur les thalles de *Fucus vesiculosus* et *serratus* pour *Alcyonidium polyoum,* sur des coquilles provenant de dragages pour *Alcyonidium mytili.*

OBSERVATIONS "IN TOTO".

Des fragments de colonies, prélevés par coupes à main levée et dilacérés, ont été observés après coloration vitale au rouge neutre, au bleu de crésyl brillant et au bleu de méthylène polychrome.

Des montages de lambeaux de colonies détachés du support ont été réalisés après fixation par des vapeurs d'acide osmique ou par du formol salé suivi de coloration au bleu de toluidine.

HISTOLOGIE GÉNÉRALE.

Fixateurs : Bouin ordinaire, Bouin-Duboscq, formol neutre salé. Coupes à 5 μ après inclusion à la paraffine.

Colorations : Trichromes de Prenant et de Masson, ou variantes rapides de ces méthodes utilisant l'hématoxyline de Groat.

CYTOLOGIE.

Chondriome : Regaud suivi de postchromisation ; Champy (surfixation) ; colorations d'Altmann-Cowdry et de Benda.

Corps de Golgi : Imprégnations osmiques de Champy-Nassonov-Kolatchev, argentiques après fixation par les liquides de Cajal et de da Fano.

HISTOCHIMIE.

Acide désoxyribonucléique : Regaud, réaction nucléale de Feulgen-Rossenbeck.

Acide ribonucléique : Regaud, Carnoy ; colorations de Unna-Brachet, Mann-Dominici, au bleu de toluidine tamponné ; des témoins ont subi l'hydrolyse chlorhydrique de Vendrely.

Lipides : Formol salé; dilacérations et colorations au noir Soudan et au rouge à l'huile. Champy et Flemming ; puis coupes à la paraffine pour les localisations des lipides osmiophiles.

Glycogène : Gendre, coloration de Hotchkiss-Mac-Manus ; contrôle par l'amylase salivaire.

Mucopolysaccharides acides : Bouin-Duboscq, colorations à l'acide periodique-Schiff, à la fuchsine paraldéhyde. au bleu Alcian, au mucicarmin ; métachromasie : Azur I de méthylène.

Composés mucoïdes : Bouin-Duboscq ; hémalun picroindigo-carmin.

Protéines : Bouin-Duboscq ; réaction de Derrien-Turchini.

Fer : Réactions au Bleu de Prusse et au bleu de Turnbull.

OBSERVATIONS PERSONNELLES

I. — Etude d'*Alcyonidium polyoum*

A l'examen d'une colonie suffisamment âgée d'*Alcyonidium polyoum,* on distingue trois zones différentes :

— Une zone de croissance, où le zoarium est mince, transparent, à reflets argentés, et qui est seule représentée dans les colonies les plus jeunes.

— La zone plus ancienne devient épaisse, jaunâtre et charnue, mais n'a toujours qu'une seule épaisseur de loges. Elle est bordée, là où l'extension est posible, par des zones de croissance.

— La zone la plus âgée, enfin, est lobée ; mais toutes les colonies n'atteignent pas ce stade ultime.

A - MORPHOLOGIE

I. Région en croissance active (Fig. 1.)

Dans la zone d'extension des colonies, les zoécies bordantes sont quadrangulaires et petites, mais deviennent rapidement hexagonales

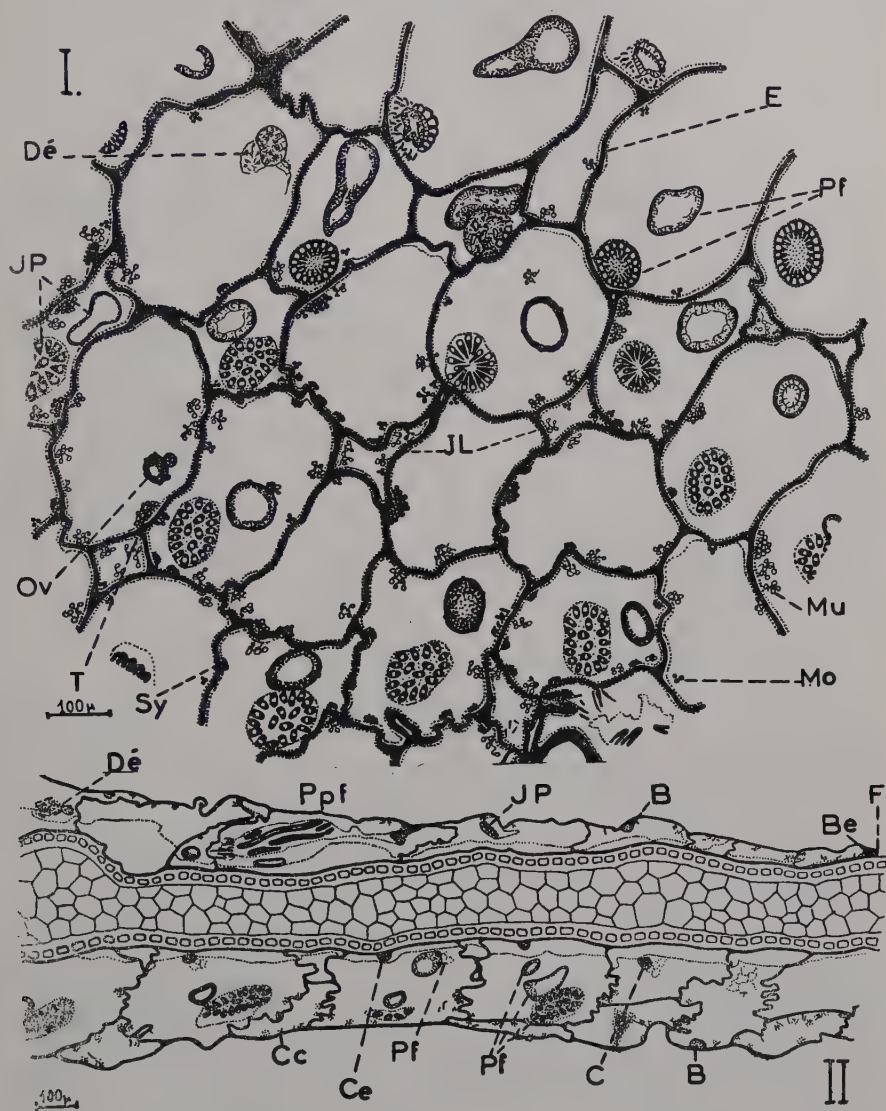


FIGURE 1

Coupes tangentielle (I) et transversale (II) d'une colonie très jeune d'*A. polyoum.*

Bouin-Duboscq, trichrome rapide de Masson. B : bourgeon polypidien ; Be : bourrelet épidermique de croissance ; C : corps brun ; Cc : cellules cystidiennes ; Ce : corps brun enkysté ; Dé : polypide en dégénérescence ; E : épiderme ; F : front de la colonie en croissance ; f : funicule ; JL : jeunes loges ; JP : jeune polypide ; Mo : cellule morulaire ; Mu : cellule muqueuse ; Ov ; jeune ovaire ; Pf : polypide fonctionnel ; Sy : cellule à sarcolytes ; T : testicule.

par tassement réciproque. Le bourgeon polypidien y apparaît bien avant que la loge n'ait atteint sa surface frontale maximale. Les loges pourvues d'un polypide fonctionnel sont oblongues dans le sens de la croissance ; la papille péristomiale est située vers l'avant, et le polypide rétracté allongé en arrière parallèlement à la surface.

L'élaboration et la première dégénérescence des polypides ne sont pas exactement synchrones dans les différentes zoécies ; mais on voit, en général, en arrière de la zone des polypides fonctionnels, une bande de loges sans polypides dans laquelle apparaissent les premiers corps bruns. Le synchronisme relatif se perd ensuite et l'on rencontre seulement une mosaïque de zoécies aux divers stades de dégénérescence et de régénération polypidiennes.

Une coupe tangentielle (fig. 1, I) montre la répartition du matériel cystidien. Dans ces régions jeunes, les zoécies semblent ne renfermer que le polypide et ses annexes ; toutes les catégories cellulaires existent cependant dès les loges frontales, à l'exclusion des cellules à sarcolytes, qui se différencient seulement lors de la première dégénérescence polypidienne. La rareté de ces cellules cystidiennes apparaît bien sur la figure 1, I, ainsi que l'intercalation de très jeunes loges au milieu de loges plus anciennes. Testicule et ovaire sont déjà différenciés dans certaines loges.

Sur les coupes transversales (fig. 1, II), on voit, en outre, que l'épiderme est mince (moins de 2 μ) le long de toutes les parois des cystides. Dans les toutes jeunes loges du front du zoarium il présente un fort épaississement vers le bord périphérique de la loge, formant un blastème de croissance de la colonie. La couche mésenchymateuse sous-jacente est elle-même très mince et difficilement discernable de l'épiderme qu'elle double.

2. Région âgée et épaissie du zoarium (Fig. 2.)

Les montages *in toto* de fragments âgés de colonies montrent que les loges n'ont plus la forme oblongue et plate qu'elle avaient près du bord. L'intercalation de jeunes loges au sein des loges plus anciennes a provoqué un épaississement de l'ensemble de la colonie, la hauteur de chaque loge s'étant accrue au détriment de la surface frontale ; la plus grande dimension des cystides est maintenant perpendiculaire au substrat. Le polypide y est vertical ou légèrement incliné. A côté de ces loges normales, on observe, en surface, des cystides beaucoup plus petits, décrits jusqu'alors comme des hétérozoécies. Mais l'examen en coupes (fig. 2, I et II) montre qu'il s'agit de loges ayant perdu le pouvoir de régénérer leur polypide. Ce ne sont donc pas de véritables hétérozoécies, c'est-à-dire des loges ne formant jamais de polypide, mais des loges normales se transformant secondairement en pseudo-hétérozoécies. Ces loges, larges à la base, sont étroites vers le sommet, ce qui explique les différences de dimensions frontales observées sur les colonies entières; elles sont bourrées de cellules cystidiennes, surtout de cellules à sarcolytes. Inaptes à reformer leur polypide, ces loges sont simplement sénescentes.

Les loges normales contiennent beaucoup plus de matériel cystidien que dans les régions jeunes, mais celui-ci ne remplit pas la totalité de la cavité ; il reste un espace libre entourant le polypide.

Les corps bruns peuvent être très nombreux, jusqu'à 8 ou 10 par loge. On observe à peu près autant de loges à polypide fonctionnel que de loges dans lesquelles celui-ci dégénère ou se reforme.

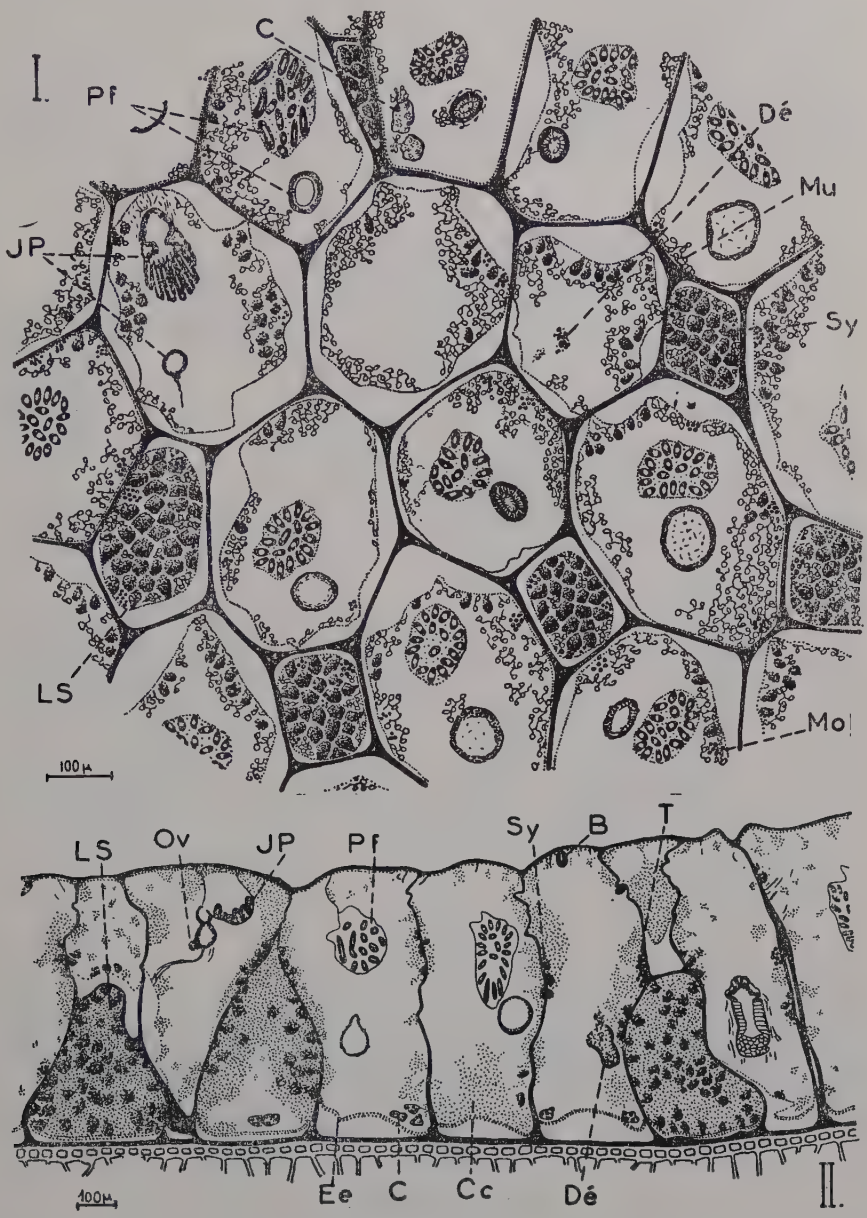


FIGURE 2

Coupes tangentielle (I) et transversale (II) d'une colonie âgée d'*A. polyoum.*

Bouin-Duboscq, trichrome rapide de Masson. B : bourgeon polypidien ; C : corps brun ; Cc : cellules cystidiennes ; Dé : polypide en dégénérescence ; Ee : épiderme épaissi du fond de la loge ; JP : jeune polypide ; LS : loges sénescentes ; Mo : cellule morulaire ; Mu : cellule muqueuse ; Pf : polypide fonctionnel ; Ov : très jeune ovaire ; Sy : cellule à sarcolytes ; T : testicule.

3. Région très âgée (Fig. 3.)

Dans les régions les plus âgées, le zoarium, très charnu, présente des mamelons. L'aspect extérieur du détail est le même que dans la région précédente ; mais on voit, en coupe, qu'il s'est produit des chevauchements, la prolifération d'une partie du zoarium venant recouvrir les régions avoisinantes. Celles-ci, perdant contact avec l'extérieur, dégénèrent rapidement. Le contenu cellulaire s'autolyse, l'épiderme subsistant plus longtemps que le reste. Les loges les plus dégradées finissent par confluer.

FIGURE 3

Coupe transversale d'une colonie très âgée d'*A. polyoum*, avec chevauchement du zoarium. Bouin-Duboscq, trichrome rapide de Masson. C : corps brun ; Cc : cellules cystidiennes ; Ee : épiderme épaissi ; Em : épiderme mince ; F : front de la partie recouvrante ; JP : jeune polypide ; LD : loge en dégénérescence ; LS : loge sénescente ; Pf : polypide fonctionnel ; Sy : cellule à sarcolytes ; T : testicule.

B - ANATOMIE

1. Description d'une zoécie fonctionnelle moyennement âgée (Fig. 4, II.)

Dans une région suffisamment âgée, qui se prête mieux à une étude de la localisation des différentes catégories cellulaires, puisque le matériel cystidien y est plus abondant, les loges ont une forme prismatique.

L'épiderme, mince contre les parois latérales, est assez épais (5 à 6 μ) dans la partie frontale de la loge, en dehors même du bourrelet péristomial. Le fond du cystide accolé à l'algue est tapissé, lui aussi, d'un épiderme haut (6 à 10 μ). Dans les loges jeunes, l'épiderme est plat le long de toutes les parois (fig. 4, I). Son épaississement au fond

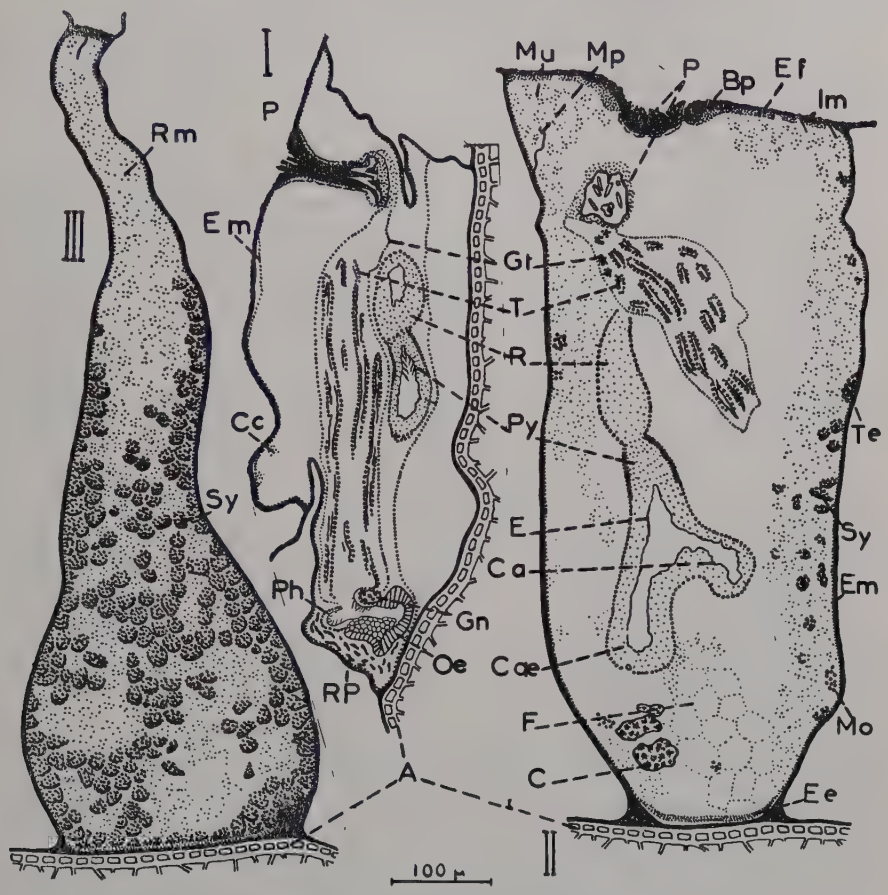


FIGURE 4

Loges d'*A. polyoum* à divers états. Bouin-Duboscq, trichrome rapide de Masson.

I : loge très jeune à polypide fonctionnel ; II : loge fonctionnelle moyennement âgée ; III ; loge sénescente. A : algue servant de substrat ; Bp : bourrelet péristomial ;C : corps brun ; Ca : cardia ; Cae : caecum ; Cc : cellules cystidiennes ; E : estomac central ; Ee : épiderme épaissi ; Ef : épiderme frontal ; Em : épiderme mince ; Gn : ganglion nerveux ; Gt : gaine tentaculaire ; Im : cellule d'insertion musculaire ; Mo : cellule morulaire ; Mp : muscle pariétal ; Mu : cellule muqueuse ; Oe : œsophage ; P : péristome ; Ph : pharynx ; Py : pylore ; R : rectum ; Rm : région uniquement muqueuse ; Rp : muscle grand rétracteur du polypide ; Sy : cellule à sarcolytes ; T : tentacule ; Te : testicule.

et à la surface du cystide est progressif au cours du vieillissement de la loge.

La couche mésenchymateuse sous-jacente, parfois discontinue, n'est apparente, à faible grossissement, qu'au fond de la loge, où elle est différenciée en cellules phagocytaires (non figurées sur le schéma).

Les cellules cystidiennes, éparses dans la cavité, ne sont pas réparties de la même façon le long de toutes les parois :

— Du côté frontal de la loge on rencontre des cellules amiboïdes, muqueuses et morulaires, qui ont souvent, au moins pour les deux dernières catégories, des caractères de cellules jeunes.

— Autour de la région péristomiale se groupent des cellules muqueuses que l'on peut homologuer au voile muqueux décrit chez *Alcyonidium gelatinosum* (Bobin et Prenant, 1957a).

— Les parois latérales sont doublées d'une couche continue de cellules des différents types. La répartition des cellules à sarcolytes n'y est cependant pas uniforme : elles sont souvent réunies en deux manchons, l'un, dans le tiers supérieur de la loge, responsable de la phagocytose des muscles pariéto-diaphragmatiques, l'autre, plus important, correspondant à la résorption de la musculature polypidienne, en particulier du muscle grand rétracteur. Cette répartition n'est pas évidente sur la figure 4, II, car la loge n'est pas suffisamment âgée, et les cellules à sarcolytes y sont encore trop peu nombreuses.

— Le matériel cystidien est plus rare dans le fond de la loge ; des cellules muqueuses et morulaires s'y rencontrent cependant, dispersées contre la couche mésenchymateuse.

Cette description des localisations cellulaires n'a pas un caractère formel ; elle représente ce que l'on observe le plus souvent, car la plupart de ces cellules sont libres dans la cavité et plus ou moins douées de propriétés amiboïdes.

Les corps bruns, nombreux dans ces loges âgées, sont pris dans les mailles du tissu funiculaire, libres au fond de la loge, ou enkystés dans l'ectocyste.

La figure 5, I montre une loge d'un âge à peu près semblable, mais dans laquelle le polypide dégénère. Le processus de cette dégénérescence sera décrit dans un chapitre ultérieur, mais il convient déjà de noter que le bourgeon du nouveau polypide se forme bien avant la disparition complète du précédent, et qu'il n'apparaît pas à la place de l'ancien péristome.

2. Description d'une loge sénescente (Fig. 4, III.)

Ces loges sont l'apanage des régions âgées de la colonie, dans lesquelles les cystides ont fourni plusieurs générations de polypides avant de perdre la faculté de les renouveler. La loge prend la forme d'une bouteille, la partie amincie dirigée vers l'extérieur. L'épiderme est épais dans la région frontale et au fond de la loge, caractère de cystide ancien. Il n'y a plus d'éléments mésenchymateux indifférenciés sous l'épiderme. Le contenu cellulaire cystidien est très dense, mais hétérogène. La partie apicale rétrécie renferme en grande majorité des cellules muqueuses, vestiges de la région muqueuse frontale des zoécies fonctionnelles. Dans la région profonde, plus large, se rencontre un mélange des différentes catégories cellulaires : cellules à sarcolytes, muqueuses et morulaires, avec une nette prédominence des cellules à sarcolytes. Tout ce matériel montre des caractères de cellules vieillies.

La figure 5, II explicite un stade de transition entre loges fonctionnelles et loges sénescentes. Le polypide y est normal mais le contenu cellulaire cystidien envahit la cavité entière. Les cellules à sarcolytes y sont particulièrement abondantes, indiquant plusieurs générations successives de polypides. Le grand développement du testicule n'est pas un critère d'ancienneté de la loge, car son extension peut être aussi importante dans des loges beaucoup plus jeunes (voir fig. 3). Il ne semble pas, en effet, que l'apparition des gonades soit liée à un âge précis des cystides. Le testicule, qui subsiste dans des loges très âgées,

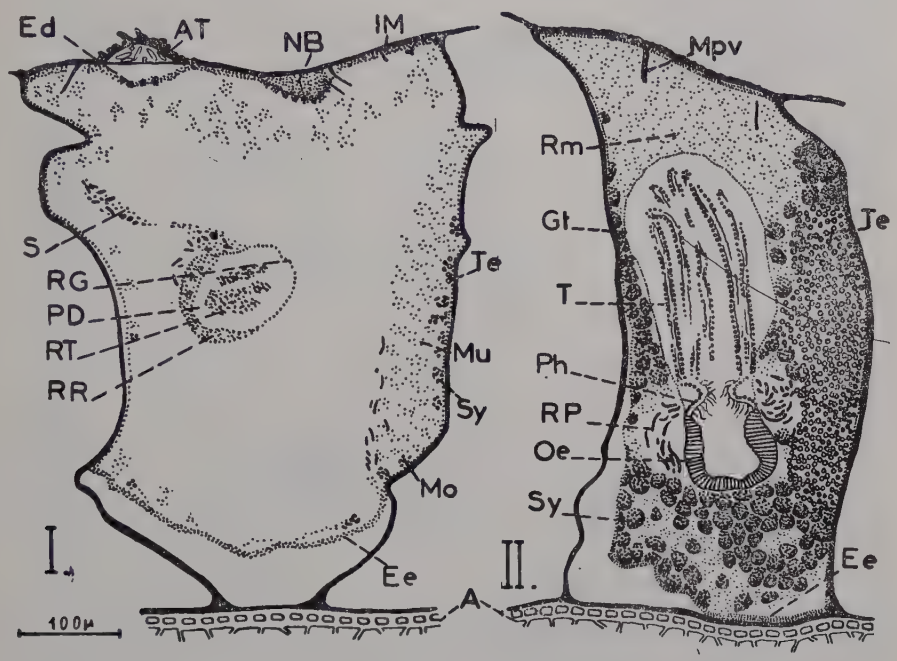


FIGURE 5

Divers états des loges d'*Alcyonidium polyoum* (suite). Bouin-Duboscq, trichrome rapide de Masson. I : loge moyennement âgée, dont le polypide est en dégénérescence. II : loge presque sénescente. A : algue servant de substrat ; AT : ancienne tige péristomiale ; Ed : épiderme en dégénérescence ; Ee : épiderme épaissi ; Gt : gaine tentaculaire ; Im : cellule d'insertion musculaire ; Mo : cellule morulaire ; Mpv : muscle pariéto-vaginal ; Mu : cellule muqueuse ; NB : nouveau bourgeon polypidien ; Œ : œsophage ; Pd : polypide en dégénérescence ; Ph : pharynx ; RG : restes de la gaine tentaculaire ; Rm : région muqueuse ; RP : muscle grand rétracteur du polypide ; RR : restes du rectum ; RT : restes des tentacules ; S : ancien sphincter péristomial ; Sy : cellules à sarcolytes ; T : tentacule ; Te : testicule.

voire sénescentes, se rencontre déjà sous forme d'un amas de quelques spermatogonies, dans les loges dont le premier polypide n'a pas encore dégénéré (fig. 1,I). Peut-être en existe-t-il déjà avant l'apparition du premier bourgeon polypidien, comme l'a indiqué Grellet (1958) chez *A. gelatinosum,* mais je n'en ai pas observé, n'ayant pas entrepris l'étude systématique de la formation des gonades. La différenciation de l'ovaire est étroitement soumise à celle du polypide : les ovocytes se développent en effet, contre le fond de la paroi cæcale, ainsi que

l'ont montré Faulkner (1933) et Chrétien (1957) chez *A. gelatinosum*. Ils peuvent apparaître avec un polypide de première génération ; ils ne se forment évidemment plus dans les loges sénescentes.

C - HISTOLOGIE DE DÉTAIL

I. Le cystide et son contenu cellulaire.

a) L'ÉPIDERME (Fig. 6.)

Dans les loges jeunes l'épiderme est très mince (moins de 2 μ) (fig. 6, I). Le cytoplasme est finement granuleux et très colorable. Les

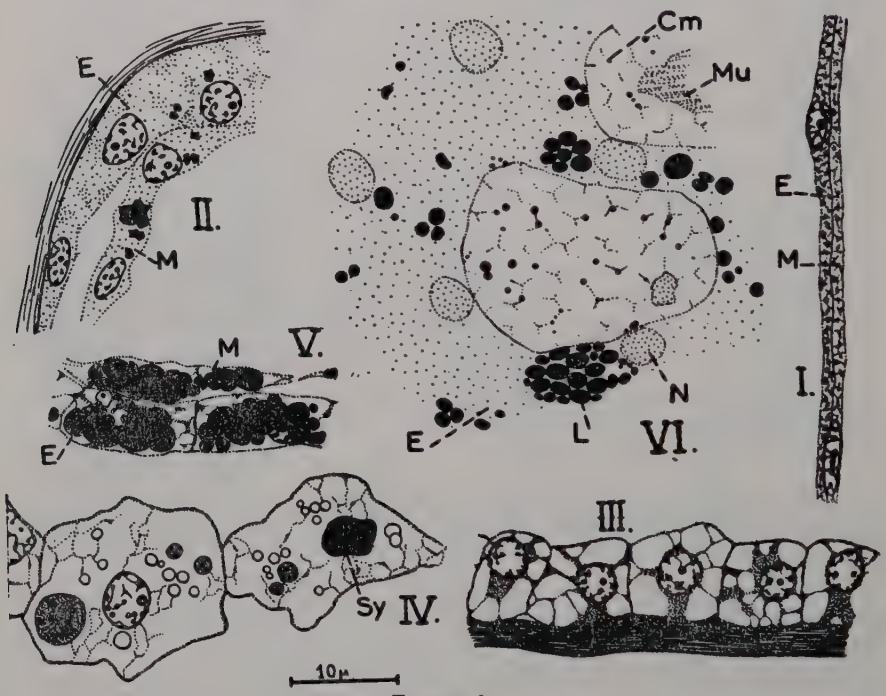


FIGURE 6

L'épiderme et la couche mésenchymateuse sous-jacente d'*Alcyonidium polyoum*.

I. : Epiderme et couche mésenchymateuse d'une jeune loge ; Bouin-Duboscq, trichrome rapide de Masson. II. : Passage de l'épiderme frontal à l'épiderme pariétal d'une loge âgée ; imprégnation osmique de Champy-Nassonov-Kolatchev ; en noir, les corps de Golgi. III. : Epiderme du fond d'une loge âgée ; Bouin-Duboscq, trichrome rapide de Masson. IV. : couche mésenchymateuse du fond d'une loge âgée, Bouin-Duboscq, trichrome rapide de Masson. V. : épiderme et couche mésenchymateuse du fond d'une loge âgée ; Gendre, coloration de Hotchkiss-Mac-Manus ; en noir : le glycogène. VI. : épiderme frontal d'une jeune loge, vu à plat ; formol salé, noir Soudan, rouge nucléaire solide ; en noir : les gouttelettes lipidiques. E : épiderme ; Im : cellule d'insertion musculaire ; L : gouttelette lipidique ; M : couche mésenchymateuse ; Mu : muscle pariétal ; N : noyau ; Sy : sarcolyte.

noyaux, discoïdes, ont une chromatine en mottes et des nucléoles d'autant plus gros que les cellules considérées sont plus jeunes. Dans les loges bordantes des colonies en extension, la région de croissance du

cystide, la plus externe par rapport à la colonie, possède un épiderme très haut (jusqu'à 15 μ et plus). Les cellules ont un noyau basal, allongé suivant leur plus grande dimension ; le nucléole est très volumineux. Le cytoplasme semble délimiter une grande vacuole subapicale.

Dans les cystides âgés l'épiderme n'a gardé sa ténuité que le long des parois latérales. L'épiderme frontal mesure 4 à 6 μ (fig. 6, II). Les noyaux sont sphériques, volumineux, avec une chromatine abondante, en mottes, et des nucléoles bien visibles. Le cytoplasme, granuleux, montre souvent des lacunes circulaires que l'on peut interpréter comme des vacuoles par comparaison avec l'aspect présenté par ces cellules après coloration vitale. Le rouge neutre et le bleu de crésyl y font apparaître des sphérules de tailles diverses et vivement teintées, à côté d'autres granulations incolores, plus petites et fortement réfringentes. Ces dernières sont souvent groupées en couronne autour des précédentes. Les cellules épidermiques renferment en outre des granulations très nombreuses colorables par la technique de Hotchkiss-Mac-Manus ou celle de la fuchsine d'Altmann et qui sont vraisemblament en relation avec la sécrétion de l'ectocyste. Des gouttelettes lipidiques peuvent être révélées en assez grande quantité (fig. 6, VI). Le chondriome est difficilement interprétable à cause de l'abondance des grains de sécrétion. Quelques amas golgiens se groupent autour du noyau.

Dans le fond des loges anciennes, l'épiderme est également très épaissi (5 à 10 μ) (fig. 6, III). Les cellules, cubiques, ont des noyaux moins régulièrement sphériques que ceux de l'épiderme frontal. Le cytoplasme, rare, forme de fins trabécules suspendant le noyau au centre de la cellule, et délimitant de grandes vacuoles. Une technique appropriée révèle une grande quantité de glycogène dans ces cellules (fig. 6, V) alors qu'il n'en existe pas dans l'épiderme des loges jeunes. Cette substance étant d'autant plus abondante que les loges sont plus vieilles, l'hypothèse d'un stockage avec réutilisation ultérieure doit être écartée ; il s'agit plus vraisemblablement d'une sorte de dégénérescence glucidique.

b) LES CELLULES MÉSENCHYMATEUSES INDIFFÉRENCIÉES.

Indiscernables après coloration vitale, les cellules mésenchymateuses sont des éléments fusiformes étroitement appliqués contre l'épiderme. Ils forment une lame à peu près continue, surtout dans les jeunes loges (fig. 6, I). Les noyaux sont aplatis et plus pauvres en chromatine que ceux de l'épiderme. Dans les loges âgées les cellules mésenchymateuses indifférenciées sont plus rares. Elles forment un revêtement discontinu sous l'épiderme frontal. Leur chondriome est réduit, mais leurs corps de Golgi sont très développés (fig. 6, II). Le long des parois latérales et dans le fond des loges âgées, les cellules mésenchymateuses, toujours disposées en couche, prennent des caractères phagocytaires. Leur taille a considérablement augmenté (fig. 6, IV), le cytoplasme est très réduit et l'on rencontre à l'intérieur des cellules des inclusions diverses parmi lesquelles se reconnaissent des restes de sarcolytes et des résidus de corps bruns.

Les cellules pariétales contiennent surtout des sarcolytes, alors que les corps bruns sont résorbés dans les cellules du fond. Une coloration spécifique révèle en outre de gros blocs de glycogène.

c) LES CELLULES D'INSERTION MUSCULAIRE (Fig. 7.)

Ce sont de grandes cellules, incluses dans l'épiderme, qui montrent, après coloration vitale au bleu de crésyl brillant par exemple, de nombreuses sphérules métachromatiques colorées en lilas clair (fig. 7, IV). Ces cellules délimitent, dans les cas les plus favorables, deux es-

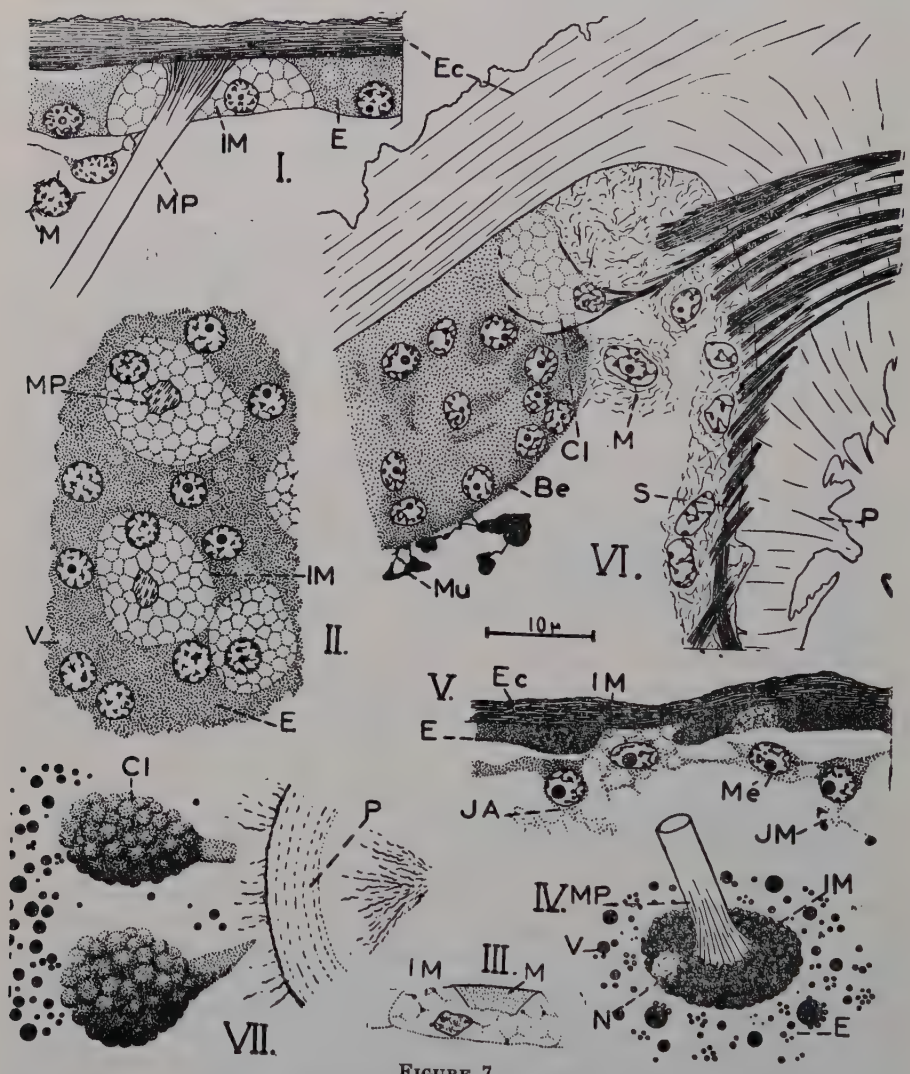


FIGURE 7

Les cellules d'insertion musculaire. Coupes transversale (I.) et tangentielle (II.) ; Bouin-Duboscq, trichrome rapide de Masson. III. : cellule d'insertion musculaire et son chondriome ; Regaud postchromé, fuchsine d'Altmann-Cowdry. IV. : cellule d'insertion musculaire en coloration vitale au bleu de crésyl brillant. V. : cellule mésenchymateuse s'enfonçant dans l'épiderme et se différenciant en cellule d'insertion musculaire. VI. : région péristomiale montrant une cellule d'insertion probable des muscles du sphincter. VII. : même région, vue à plat, en coloration vitale au bleu de crésyl brillant. Be : Bourrelet épidermique ; CI : cellule d'insertion des muscles du sphincter ; E : épiderme ; Ec : ectocyste ; Im : cellule d'insertion d'un muscle pariétal ; JA : jeune cellule amiboïde ; JM : jeune cellule muqueuse ; M : cellule mésenchymateuse ; N : emplacement du noyau ; P : péristome ; V : vacuole épidermique.

paces clairs : l'un, central, correspond à la perforation d'un muscle pariétal qui vient s'insérer sur l'ectocyste à travers la cellule ; l'autre, plus petit, représente l'aire nucléaire. Il existe des cellules de ce type qui ne sont pas traversées par un muscle (fig. 7, II), mais je n'ai pas observé de muscle pariétal s'insérant en dehors d'une de ces cellules.

Après fixation, elles présentent un aspect très différent. Les sphérules ne sont conservées par aucun des fixateurs utilisés. Les cellules semblent vides, à l'exclusion du noyau, qui est petit et souvent déformé, et d'une trame cytoplasmique réticulée qui entourait les sphérules (fig. 7, I et II). Leur différenciation est très précoce, car on les rencontre dans les loges bordantes des régions en croissance. Elles ne proviennent pas d'une transformation des cellules épidermiques, comme leur localisation pourrait le suggérer : ce sont des cellules mésenchymateuses de la couche sous-jacente qui s'enfoncent dans l'épiderme (fig. 7, V). Ce dernier forme souvent une sorte de cupule autour de ces éléments, mais il n'est pas possible de préciser, à l'échelle de la microscopie optique, s'il reste une pellicule épidermique entre ceux-ci et l'ectocyste. Dans la régon péristomiale, des cellules d'aspect similaire sont disposées en couronne dans le bourrelet épidermique. En coloration vitale, elles se montrent remplies de sphérules vivement colorées mais non métachromatiques, et sont prolongées, en direction du péristome, par un pédoncule métachromatique. Certaines figures (7, VI) semblent indiquer qu'elles pourraient avoir une relation avec les fibres du sphincter péristomial. Cette hypothèse est corroborée par le fait qu'elles disparaissent au moment de la dégénérescence péristomiale.

Les cellules d'insertion des muscles pariétaux possèdent des mitochondries, qui semblent rares (fig. 7, III), mais sont relativement abondantes par rapport au faible volume du cytoplasme. Je n'ai pas observé de corps de Golgi au niveau de ces cellules. Il est possible qu'elles en renferment au moment de leur différenciation, mais la rareté des stades ne m'en a pas permis l'observation cytologique.

Pour tenter de préciser les relations qui existent entre muscles pariétaux et cellules d'insertion, il est intéressant d'étudier la genèse de ces muscles. Les stades de cette différenciation se rencontrent dans les loges les plus jeunes des colonies en croissance. Les fibres musculaires tirent leur origine des cellules mésenchymateuses sous-jacentes à l'épiderme. On voit se former, près du noyau qui est volumineux, ovoïde, et pourvu d'un nucléole important, une condensation conique de la substance cytoplasmique (fig. 13, IV). Cet épaississement apparaît d'abord à un pôle du noyau. Il est déjà bien différencié sur la figure (stade I), alors qu'un prolongement filiforme annonce seul, à l'autre pôle nucléaire, le futur épaississement. La figure 13, IV, montre également un stade plus avancé (stade II) de l'élaboration de la fibre. La condensation cytoplasmique, entourée d'un sarcoplasme abondant et toujours pourvu d'un noyau à gros nucléole, s'est beaucoup accrue et passe maintenant sous le noyau ; mais elle ne présente pas encore les affinités tinctoriales de la fibre adulte : celle-ci est colorée en orange vif par le trichrome de Masson, alors que la fibre en cours de différenciation prend une teinte grisâtre avec la même technique. La fibre un peu plus âgée doit entrer en relation avec une cellule d'insertion musculaire avant de rencontrer l'ectocyste, mais je n'ai pu observer cette jonction, qui doit être très rapide.

d) LES CELLULES AMIBOIDES.

Elles peuplent surtout la région frontale des loges. Il est difficile de les reconnaître en coloration vitale, car elles sont très transparentes et se perdent au milieu des cellules muqueuses. Sur coupe, elles montrent un noyau entouré d'une mince pellicule cytoplasmique qui envoie en tous sens des prolongements grêles et ramifiés (fig. 8, III). Ces cellules se développent aux dépens de la couche mésenchymateuse sous-épidermique (fig. 8, IV).

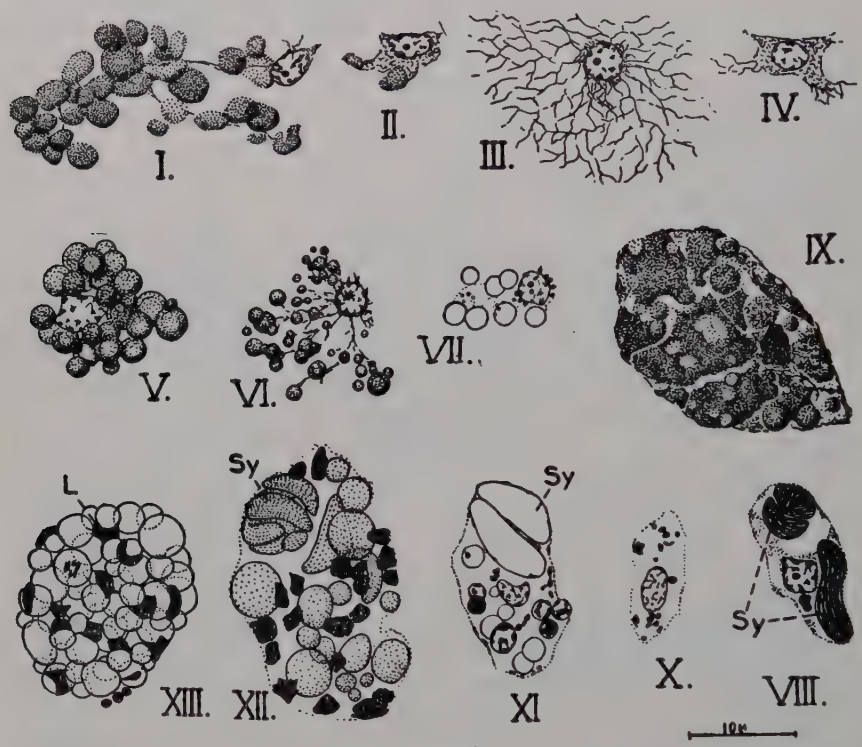


FIGURE 8

Les cellules d'insertion musculaire. Coupes transversale (I.) et tangentielle (II.) ; VII : Bouin-Duboscq, trichrome rapide de Masson. I. : cellule muqueuse ; II. : jeune cellule muqueuse ; III. : cellule amiboïde ; IV. : jeune cellule amiboïde en voie de différenciation ; V. : cellule morulaire ; VI. : jeune cellule morulaire ; VII. : jeune cellule morulaire et son chondriome ; Regaud post-chromé, fuchsine d'Altmann-Cowdry ; VIII. : jeune cellule à sarcolytes ; IX. : vieille cellule à sarcolytes ; X : jeune cellule à sarcolytes, imprégnation argentique de da Fano ; XI. : vieille cellule à sarcolytes, même technique que X. ; XII. : vieille cellule à sarcolytes, imprégnation osmique de Champy-Nassonov-Kolatchev ; XIII. : vieille cellule à sarcolytes, coloration par le noir Soudan des lipides fixés par le formol salé. Sy : sarcolyte ; L : lipides.

e) LES CELLULES MUQUEUSES.

Elles représentent par leur nombre et leur volume la catégorie cellulaire la plus importante du cystide, tout au moins avant l'envahissement progressif de la loge par les cellules à sarcolytes. A l'examen sur le vivant, avec ou sans coloration vitale, elles apparaissent comme des grappes de boules de forme irrégulière mais de taille sensiblement

constante, de teinte beige pâle et peu réfringentes. Ces cellules peuvent se déformer et envoyer de longs prolongements dans la cavité cystidienne. Elles sont souvent altérées par la fixation ; elles se montrent, sur coupe, sous forme de tronçons dans lesquels on peut reconnaître des boules et des plages muqueuses colorées en bleu clair par le trichrome de Masson, en vert par celui de Prenant (fig. 8, I). Elles se retrouvent dans toute la zoécie, mais sont particulièrement abondantes au voisinage du péristome. Dans cette région, certaines ont des plages de mucus plus petites, plus rondes et plus colorables que dans les cellules normales. Ces différences de structure sont surtout visibles lors de la formation du polypide et s'estompent ensuite. On peut, semble-t-il, assimiler de telles formations au voile muqueux protecteur de la région péristomiale décrit chez *Alcyonidium gelatinosum* (Bobin et Prenant, 1957 a).

Il se trouve souvent dans les jeunes loges, plus rarement dans les loges âgées, des figures montrant la différenciation des cellules muqueuses à partir des éléments mésenchymateux sous-épidermiques (fig. 8, II).

Le cytoplasme des cellules adultes renferme quelques mitochondries et de fines gouttelettes lipidiques. Le noyau est souvent petit. Au point de vue histochimique elles élaborent un mucopolysaccharide acide : elles présentent, en effet, à l'azur I de méthylène une métachromasie très vive, qui résiste à l'alcool ; les réactions à la fuchsine paraldéhyde sans prétraitement, à l'acide periodique-Schiff, au bleu Alcian, au mucicarmin donnent des colorations caractéristiques très vives. La réaction négative à l'hémalun picroindigocarmin prouve l'absence de composés mucoïdes. La réaction de Derrien-Turchini, légère à leur niveau, est un peu plus franche sur les cellules différenciées de la région péristomiale, ce qui en authentifie l'identification avec le voile muqueux d'*A. gelatinosum*. La recherche du fer s'est avérée négative pour les cellules muqueuses.

f) LES CELLULES MORULAIRES.

Elles sont visibles en coloration vitale, prenant au bleu de crésyl une coloration bleu-vert pâle, et montrant une assez forte réfringence. Sur coupes, elles sont caractérisées par un noyau généralement excentrique, entouré d'une mince pellicule cytoplasmique et d'une grande quantité de sphérules, qui le masquent le plus souvent (fig. 8, V). Ces sphérules prennent des teintes diverses avec les trichromes usuels, la couleur pouvant être différente pour la surface et l'intérieur de la sphérule. Il existe parfois une ou plusieurs granulations très réfringentes dans certaines sphérules ; ces granulations sont particulièrement bien conservées par les fixateurs osmiés. Le chondriome ponctiforme, est abondant dans le peu de cytoplasme périnucléaire des cellules jeunes (fig. 8, VII). Les réactions histochimiques utilisées n'ont pas donné de résultats interprétables au niveau de ces cellules.

Elles dérivent, elles aussi, de la couche mésenchymateuse sous-épidermique, les cellules peu différenciées montrant des sphérules petites et peu nombreuses, mais dont certaines possèdent déjà une granulation réfringente. Les différences de coloration observées à l'intérieur des sphérules adultes doivent correspondre à un phénomène de vieillissement, car les petites ont toujours une teinte uniforme. On ren-

contre déjà les formes jeunes de ces cellules dans les loges bordantes des zones de croissance. Il ne s'agit donc pas d'éléments se chargeant de déchets au cours de l'évolution de la loge. Des formes adultes se trouvent encore dans les cystides sénescents.

g) LES CELLULES A SARCOLYTES.

Il est difficile de les observer avec certitude en coloration vitale, car elles se distinguent mal des autres cellules. Sur coupes elles revêtent des aspects très différents suivant l'âge de la loge à laquelle on s'adresse, et l'état du polypide. Leur rôle étant de phagocyter la musculature polypidienne lors de la dégénérescence, elles manquent évidemment dans les loges très jeunes dans lesquelles le premier polypide est encore fonctionnel. Dans les loges encore jeunes, elles sont appliquées le long de l'épiderme, à la place des cellules mésenchymateuses dont elles dérivent. Leur cytoplasme est rare, leur noyau souvent déformé ; elles renferment quelques sarcolytes pelotonnés très reconnaissables (fig. 8, VIII). Elles peuvent également ingérer les granulations vitellines lors de la dégénérescence des ovocytes non fécondés. Au cours du vieillissement de la loge elles se pédiculisent, prennent une forme en massue, et contiennent de plus en plus d'inclusions, restes des phagocytoses successives. Dans les loges âgées et surtout dans les loges sénescentes, elles ont une forme globuleuse, le noyau est comprimé et pycnotique, les inclusions sphériques et très nombreuses ; celles-ci finissent même par confluer (fig. 8, IX). La recherche des lipides révèle d'importantes inclusions graisseuses dont quelques-unes se forment au sein même de certaines sphérules résiduelles (fig. 8, XIII). Il s'agit donc d'un phénomène de dégénérescence lipidique. La réaction de Derrien-Turchini est franchement positive au niveau des corpuscules résiduels. Les autres réactions histochimiques mises en œuvre n'ont pas donné de résultats précis.

Le chondriome de ces cellules est assez pauvre. On trouve, dans les formes jeunes, quelques rares mitochondries ponctiformes, groupées autour du noyau. L'observation des corps de Golgi, si fructueuse chez *Alcyonidium gelatinosum,* s'est révélée très délicate chez *A. polyoum.* Par les techniques d'imprégnation argentique de Cajal et de da Fano les résultats sont entachés d'erreur, car les sphérules résiduelles de dégénérescence sont argyrophiles à des degrés divers (fig. 8, XI). Il existe bien, en dehors des sphérules, des granulations noires, mais il peut s'agir de restes argyrophiles de sphérules plus petites, voire même de résidus golgiens entraînés par les muscles phagocytés. Les imprégnations osmiques, réalisées suivant la technique de Champy-Nassonov-Kolatchev, ne donnent pas de résultats plus probants, car elles révèlent, en même temps que les corps de Golgi, les inclusions lipidiques. Comme il est impossible de pallier ces difficultés convergentes, on ne peut se prononcer avec certitude sur la structure de l'appareil golgien de ces cellules.

2. La dégénérescence polypidienne.

On sait que chez tous les Gymnolèmes le polypide dégénère, donnant naissance au corps brun, et que l'épiderme du cystide bourgeonne pour édifier un nouveau polypide. Ces phénomènes sont cycliques.

a) PREMIER STADE (Fig. 9.)

Les tentacules.

A ce stade précoce ils ont gardé leur structure caractéristique sur la plus grande partie de leur longueur. La membrane basale est seulement plus plissée, et les cils plus enchevêtrés que dans le polypide fonctionnel. Mais la partie distale des tentacules s'est introduite dans l'ampoule rectale par l'orifice anal, et là, commence à dégénérer. Les cellules sont désorganisées et les noyaux pycnotiques. Les membranes basales et les muscles persistent plus longtemps.

Le pharynx et l'œsophage.

Ils sont déjà largement atteints par la dégénérescence. L'ensemble de l'organe a subi un tassement très important. La plupart des cellules sont autolysées et forment un résidu dans la lumière centrale. Dans la partie droite de la figure on voit encore quelques cellules pharyngiennes normales avec leur ciliature, et, au-dessous, trois cellules œsophagiennes avec leur grande vacuole, qui ont perdu la musculature pariétale caractéristique. La musculature annulaire montre encore sa striation (visible sur les coupes voisines), mais le raccourcissement de l'organe a fait tourner les bandes musculaires sur elles-mêmes ; elles sont maintenant perpendiculaires à l'épithélium, enserrant quelques noyaux œsophagiens. On trouve quelques-uns de ces muscles striés isolés dans la cavité cystidienne où ils seront repris et phagocytés par les cellules à sarcolytes.

Le cardia.

A ce stade la lumière de l'organe est pleine de résidus cellulaires. L'épithélium garde cependant son aspect normal avec les granulations caractéristiques. L'ensemble de l'organe n'a pas subi de tassement notable.

L'estomac central et le cæcum.

Ils sont encore peu modifiés. On remarque seulement, en plus des granulations, de nombreuses particules phagocytées par les cellules épithéliales. Les grandes cellules claires à gros noyau, que l'on rencontre d'ordinaire au fond du cæcum (Faulkner 1933, Chrétien 1958), ont disparu.

Le pylore.

Il est, comme l'œsophage, fortement modifié, dès ce stade, par la dégénérescence. Ces deux organes marquent les limites de la partie du polypide qui formera le corps brun.

Les cellules pyloriques tombent dans la lumière de l'organe, dans laquelle se reconnaissent des débris nucléaires et des restes cytoplasmiques fibrillés, vestiges des racines ciliaires. Ces structures, non figurées sur le dessin, apparaissent sur des coupes voisines.

Le rectum.

La paroi rectale est peu modifiée. Certaines cellules contiennent des particules phagocytées ; d'autres montrent déjà une certaine vacuolisation de leur cytoplasme.

La gaine tentaculaire.

Elle présente encore l'aspect normal qu'elle revêt lorsque le polypide est fonctionnel. Tout au plus peut-on noter un certain tassement de la partie située entre le rectum et le diaphragme.

Dès ce stade très précoce de la dégénérescence, l'épiderme de la paroi frontale de la loge montre, à côté de la région péristomiale, un épaisissement, première ébauche du futur bourgeon polypidien.

FIGURE 9

Premier stade de la dégénérescence polypidienne d'*Alcyonidium polyoum*. D : diaphragme ; FC : cellules formatrices de la collerette ; Gt : gaine tentaculaire ; MOE : musculature annulaire striée de l'œsophage ; Mpd : muscules pariéto-diaphragmatiques ; Mpv : muscle pariéto-vaginal ; Mpy : musculature pylorique ; Œ : reste de l'œsophage ; Ph : restes du pharynx ; Pi : particules ingérées par les cellules rectales ; Py : pylore ; R : rectum ; Rd : résidus dégénératifs ; RP : revêtement péritonéal ; T : tentacule ; TD : tentacule en dégénérescence.

b) SECOND STADE DE LA DÉGÉNÉRESCENCE (Fig. 10.)

Les tentacules.

Ils ont perdu leur individualité, et forment une masse ovoïde, enveloppée par le rectum et la gaine tentaculaire. La désorganisation a atteint l'ensemble des tentacules. Les cellules sont disloquées ; on retrouve seulement des restes nucléaires et cytoplasmiques ainsi que

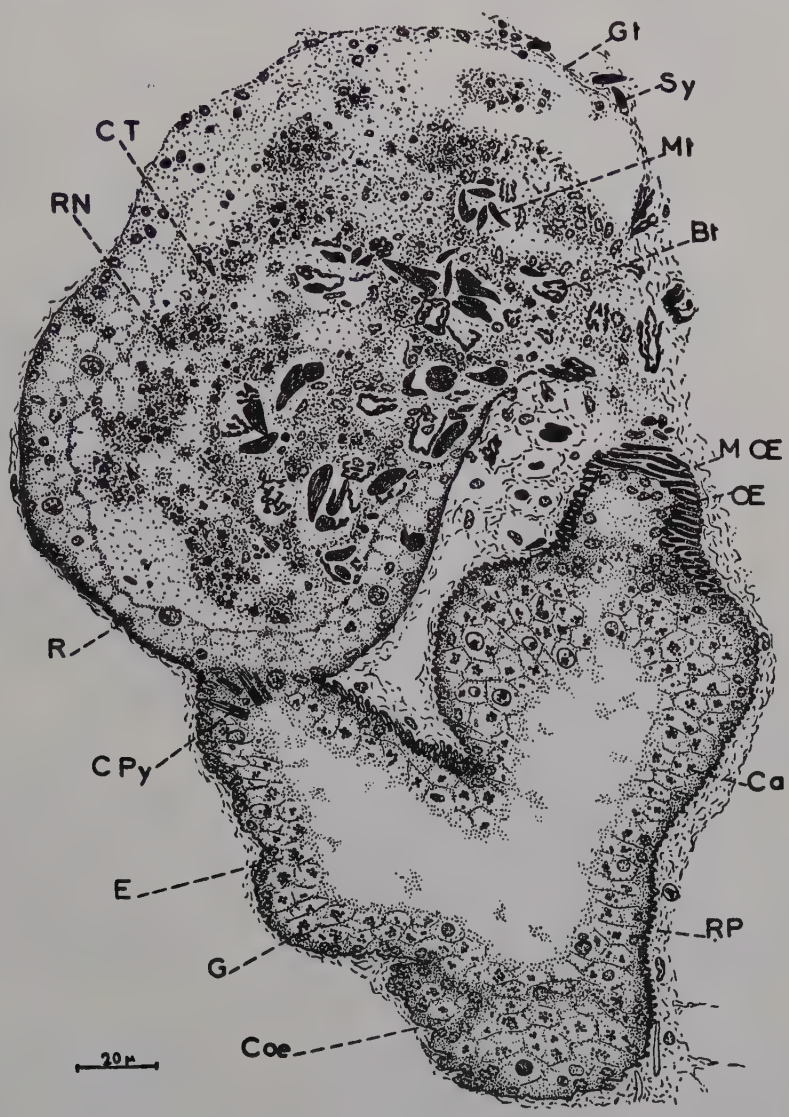


FIGURE 10

Second stade de la dégénérescence polypidienne. BT : ancienne membrane basale des tentacules ; Ca : cardia ; Cae : caecum ; Cpy : restes de la ciliature pylorique ; Ct : restes de la ciliature des tentacules ; E : estomac ; G : granulations caractéristiques du caecum et de l'estomac ; Gt : restes de la gaine tentaculaire ; MOE : ancienne musculature annulaire striée de l'œsophage ; Mt : ancienne musculature des tentacules ; Œ : vestiges de l'œsophage ; R : rectum ; RN : restes des noyaux tentaculaires ; RP : revêtement péritonéal ; Sy : sarcolytes.

quelques faisceaux de racines ciliaires encore reconnaissables. Les membranes basales et la musculature sont plissées et pelotonnées, mais encore très nettes.

L'œsophage.

Sa longueur s'est encore réduite. Il subsiste seulement quelques noyaux, et la musculature annulaire très tassée, qui a perdu sa striation caractéristique. Les restes pharyngiens ont totalement disparu.

Le cardia.

Sa taille a considérablement diminué. La membrane basale est très plissée. Une partie des noyaux dégénère, mais les cloisons cellulaires sont encore très visibles. Les cellules contiennent de nombreuses particules phagocytées, en plus de leurs granulations. On ne retrouve plus, dans la lumière rétrécie, les débris cellulaires qui l'emplissaient auparavant. L'ensemble communique toujours largement avec le cæcum.

L'estomac central et le cæcum.

Ils présentent un aspect semblable à celui du cardia. On trouve encore, à la jonction avec le rectum, quelques éléments fibrillés, derniers restes du pylore.

Le rectum.

Il forme une partie de l'enveloppe des tentacules dégénérés. L'épithélium, plus vacuolisé, contient des particules phagocytées, dans lesquelles on peut reconnaître des restes nucléaires et des sarcolytes.

La gaine tentaculaire.

Elle est encore figurée, mais s'est considérablement raccourcie. Elle joue un rôle phagocytaire car elle contient des sarcolytes. On en trouve également dans l'enveloppe péritonéale.

c) TROISIÈME STADE DE LA DÉGÉNÉRESCENCE (Fig. 11, I.)

Les tentacules.

Il n'en reste plus, à ce stade, que les muscles, fragmentés en sarcolytes, les membranes basales très plissées, et quelques noyaux. La gaine tentaculaire et l'épithélium rectal ont dégénéré, et leurs restes ne sont plus discernables de la masse des débris tentaculaires.

L'œsophage.

On reconnaît encore quelques vestiges de la musculature annulaire et de la basale à la jonction avec le cardia.

Le cardia.

Il s'est, à ce stade, séparé des restes du cæcum. Les limites cellulaires sont moins nettes ; la lumière s'est réduite ; la basale est très plissée.

Le cæcum et l'estomac central.

La coupe dessinée intéresse la région de l'ancien fond du cæcum. On reconnaît encore les cellules plus hautes qui ont perdu leur ciliature et dont le cytoplasme commence à se vacuoliser. La lumière de

l'organe s'est rétrécie et contient des restes cytoplasmiques ; les cloisons cellulaires disparaissent. Une invagination de la basale marque seule l'ancienne jonction avec le rectum, maintenant disparu.

d) DERNIER STADE DE LA DÉGÉNÉRESCENCE : LES CORPS BRUNS (Fig. 11, II.)

Tentacules, rectum et gaine tentaculaire se sont autolysés totalement. Le cardia d'une part, le cæcum et l'estomac central d'autre part, forment deux corps bruns distincts, mais souvent contigus. Ces deux ensembles étaient déjà séparés au stade précédent. Les corps bruns,

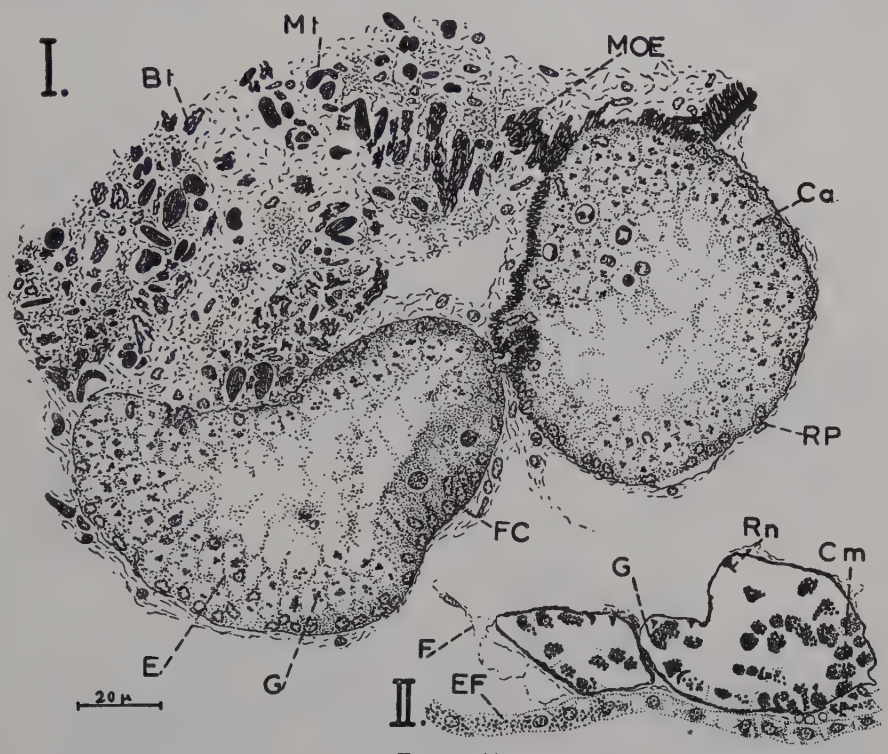


FIGURE 11

(I) Troisième stade de la dégénérescence polypidienne ; (II) Dernier stade : les deux corps bruns. Bt : ancienne membrane basale des tentacules ; C : corps brun ; Ca : cardia ; Cm : cellules mésenchymateuses du fond de la loge ; E : estomac ; EF : épiderme épaissi du fond de la loge ; F : funicule ; FC : fond du caecum ; G : granulations caecales ; MOE : ancienne musculature œsophagienne ; Rn : restes nucléaires cunéiformes ; RP : revêtement péritonéal.

pris fréquemment dans les mailles du tissu funiculaire, renferment les granulations que l'on rencontrait dans l'épithélium des organes dont ils sont issus. Quelques restes nucléaires cunéiformes y subsistent encore un certain temps. Ces corps bruns restent dans le fond de la loge pendant plusieurs générations successives de polypides, ce qui explique que l'on puisse en rencontrer jusqu'à 8 ou 10 dans une même loge. Ils finissent cependant par disparaître par autolyse *in situ*, par enkystement dans l'ectocyste, ou par phagocytose dans les cellules mésenchymateuses du fond de la loge.

3. Dégénérescence de la région péristomiale. (Fig. 12.)

La région péristomiale subit de profonds remaniements pendant la dégénérescence polypidienne.

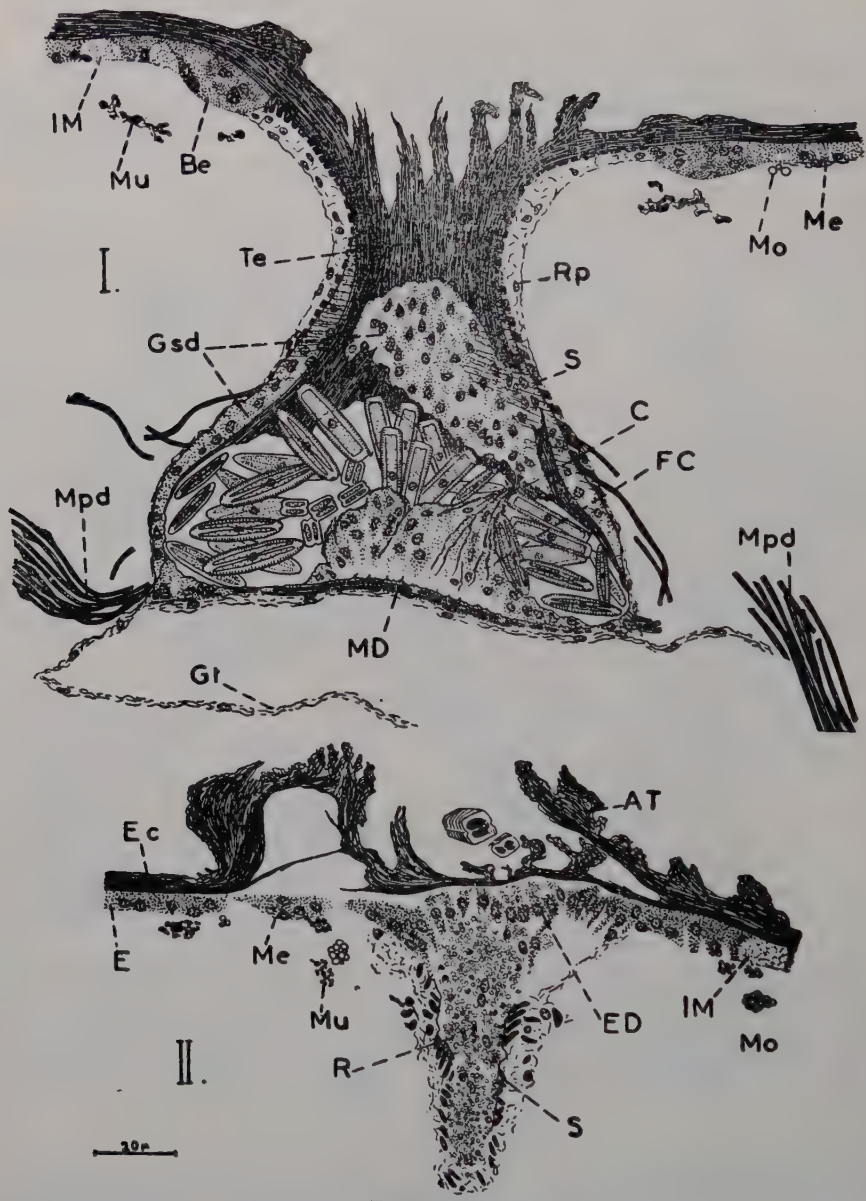


FIGURE 12

Région péristomiale fonctionnelle (I.) et en dégénérescence (II.). AT : ancienne tige ectocystique ; Be : bourrelet épidermique ; C : collerette ; E : épiderme banal ; Ec : ectocyste ; ED : épiderme en dégénérescence ; FC : cellules formatrices de la collerette ; Gsd : gaine sus-diaphragmatique ; Gt : gaine tentaculaire ; Im : cellule d'insertion musculaire ; Md : musculature du diaphragme ; Me : cellules mésenchymateuses sous-jacentes à l'épiderme ; Mpd : muscles pariéto-diaphragmatiques ; Mu : cellule muqueuse ; R : restes de l'épiderme, des cellules formatrices de la collerette et de la gaine sus-diaphragmatique ; S : sphincter péristomial ; Te : tige ectocystique du péristome.

La figure 12, I, représente la région péristomiale d'une zoécie à polypide fonctionnel. On reconnaît la tige ectocystique, entourée vers le haut par la musculature du sphincter et le revêtement péritonéal, plus bas par la gaine sus-diaphragmatique, et coiffant la collerette et les cellules qui lui ont donné naissance, ainsi qu'un grand nombre de diatomées. La base de la pyramide est formée par le diaphragme et sa musculature. La gaine tentaculaire s'étend au-dessous ; sur les côtés s'attachent les muscles pariéto-diaphragmatiques. Du sphincter partent les muscles rétracteurs de la région péristomiale. L'épiderme, autour de l'ensemble, s'épaissit en un bourrelet péristomial. Quelques cellules muqueuses représentent vraisemblablement les restes des éléments différenciés au moment de la formation du polypide et homologues du voile muqueux péristomial d'*A. gelatinosum.*

La figure 12, II, montre la dégénérescence de cette région. D'importants changements en ont bouleversé la structure. Il s'est produit un clivage entre la tige ectocystique et ses gaines. L'ectocyste est remonté vers l'extérieur dans le canal formé par le sphincter et la gaine sus-diaphragmatique ; l'ancienne base de la pyramide se trouve maintenant au niveau de l'ectocyste général de la loge. L'ensemble s'est fortement plissé au cours du phénomène. La cupule externe, formée par la remontée de la tige ectocystique entoure des diatomées et les restes de la collerette.

Les enveloppes ont aussi dégénéré. Le conduit formé par la musculature du sphinter et son revêtement péritonéal est comblé par de nombreux résidus dégénératifs. Ces derniers proviennent en partie de la gaine sus-diaphragmatique et des cellules formatrices de la collerette, mais aussi de l'épiderme : le bourrelet épidermique qui borde le péristome fonctionnel, s'est plus ou moins refermé sous l'ancienne région de la collerette, et dégénère en partie. Les noyaux deviennent pycnotiques ; le cytoplasme se désagrège en sphérules, que l'on retrouve au milieu de l'ancien sphincter.

A un stade de dégénérescence plus avancé cet ensemble perd ses relations avec la région frontale de la loge. Il persiste, appendu à la gaine tentaculaire, au milieu du cystide (fig. 5, I), et finit par disparaître avec les restes tentaculaires. Les vestiges extérieurs de la tige ectocystique s'exfolient par la suite, entraînant avec eux la couche la plus externe de l'ectocyste frontal, lequel est beaucoup plus mince chez *A. polyoum* que chez *A. gelatinosum*, espèce dans laquelle un tel phénomène ne se produit pas.

La dégénérescence de la région péristomiale s'opère de cette façon dans le plus grand nombre des cas ; cependant on observe parfois, à côté des restes polypidiens, dans le cystide, des résidus de la collerette tels qu'ils ont été décrits chez *A. gelatinosum* (Bobin et Prenant, 1957 a).

4. Réédification du polypide et de la région péristomiale.

Au cours des cycles successifs de dégénérescence et de régénération du polypide, le bourgeon polypidien apparaît de façon extrêmement précoce : l'épaississement épidermique qui lui donne naissance se voit déjà au premier stade de la dégénérescence du polypide précé-

dent. Ce bourgeon est différencié en une vésicule creuse dès le troisième stade. Or, à ce moment, la région péristomiale n'a pas achevé sa dégénérescence. Le problème se pose donc de savoir si le polypide qui se reforme édifiera son péristome à l'endroit où il a bourgeonné, ou à la place du péristome de la génération antérieure. Un premier fait plaide en faveur de la seconde hypothèse : le péristome occupe toujours une position excentrique sur la paroi frontale de la loge ; or, le bourgeon apparaît, lui, au centre de cette paroi frontale. Il faut donc admettre que le péristome ne se forme pas au même endroit que le polypide. L'examen des coupes confirme cette hypothèse. En effet, l'épaississement épidermique qui est à l'origine du péristome n'est jamais en face du jeune polypide, et la gaine tentaculaire, qui les relie, forme entre eux une longue boucle parallèle à l'épiderme. Il est difficile de préciser si le nouveau péristome se forme exactement à la place de l'ancien, car toute trace de la dégénérescence précédente s'est effacée quand l'épaississement épidermique est reconnaissable. Cependant chez *A. gelatinosum*, espèce dans laquelle deux proliférations successives de la même région épidermique donnent naissance d'abord au bourgeon polypidien, puis au bourgeon de l'ensemble péristomial, et ceci à la place de l'ancien péristome (Bobin et Prenant, 1957 a), l'apparition du nodule péristomial est beaucoup plus précoce par rapport au développement du jeune polypide que chez *A. polyoum*. Ce retard dans l'apparition du bourgeon péristomial est explicable si l'on admet qu'il se forme à l'endroit de l'ancien péristome, mais l'est beaucoup moins s'il s'agit seulement d'une reprise de la prolifération de l'épiderme qui a formé le nodule polypidien.

5. Histogénèse de la région péristomiale.

STADE I (Fig. 13, I.)

A un stade très précoce (fig. 13, I), la gaine tentaculaire, déjà différenciée, est accolée à un épaississement épidermique en forme de coupe dont les cellules se distinguent nettement de celles de l'épiderme banal voisin. Elles sont fusiformes, séparées les unes des autres, et pourvues d'un noyau volumineux, souvent elliptique et à très gros nucléole. La boucle de la gaine tentaculaire doublant l'intérieur de la cupule épidermique, est épaisse à cet endroit, et renferme de nombreux noyaux clairs. Sur les flancs de cette cupule se groupent quelques cellules mésenchymateuses. Une telle structure permet déjà de distinguer les ébauches épidermiques encore confondues de la gaine sus-diaphragmatique et des cellules formatrices de la collerette, l'épaississement de la gaine tentaculaire dont sera issu le diaphragme, et les cellules mésenchymateuses qui formeront le revêtement du sphincter.

STADE II (Fig. 13, II.)

L'ébauche épidermique affecte maintenant la forme d'une voûte coiffant le sommet de la gaine tentaculaire. Les cellules sont étirées, donnant à l'ensemble un aspect fibrillaire. Les noyaux sont allongés; leur nucléole est moins volumineux qu'au stade précédent. Mais les noyaux les plus externes de l'ébauche, à peu près sphériques, distinguent déjà la future gaine sus-diaphragmatique des éléments fibrillés

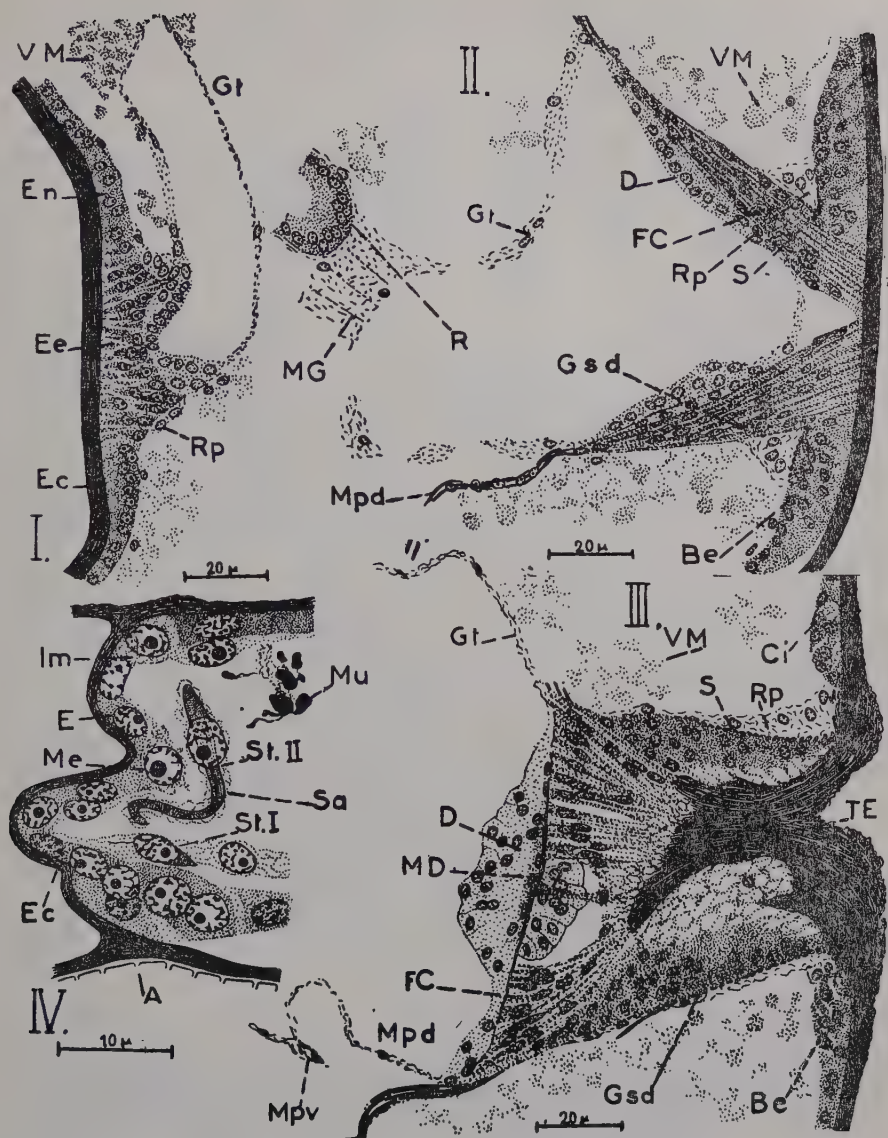


FIGURE 13

I., II., III. : stades successifs de l'histogénèse de la région péristomiale. IV. : portion d'une très jeune loge montrant la différenciation des muscles pariétaux. A : algue ; Be : bourrelet épidermique péristomial ; Ci : cellule d'insertion probable des muscles du sphincter ; D : ébauche du diaphragme ; E : épiderme ; Ec : ectocyste ; Ee : épaississement épidermique, première ébauche de la région péristomiale ; En : épiderme normal ; FC : cellules formatrices de la collerette ; Gsd : future gaine sus-diaphragmatique ; Gt : gaine tentaculaire ; Im : cellule d'insertion musculaire ; MD : musculature du diaphragme ; Me : cellule mésenchymateuse banale ; MG : musculature de la gaine tentaculaire ; Mpd : muscles pariéto-diaphragmatiques ; Mpv : muscle pariéto-vaginal ; Mu : jeune cellule muqueuse ; R : rectum encore imperforé ; Rp : revêtement péritonéal du sphincter ; S : sphincter ; Sa : sarcoplasme ; St. I : premier stade de la différenciation du muscle ; St. II : second stade de la différenciation du muscle ; Te : ébauche de la tige ectocystique du péristome ; VM : voile muqueux.

qui seront à l'origine de la collerette. L'épaississement de la gaine tentaculaire accolé à l'intérieur de la voûte épidermique montre toujours ses nombreux noyaux clairs. La musculature de cette région a maintenant commencé sa différenciation : les muscles pariéto-diaphragmatiques forment deux faisceaux diamétralement opposés partant des bords de la coupole épidermique; les fibres du futur sphincter apparaissent dans l'angle formé par l'épiderme banal, qui s'est épaissi en un bourrelet, et l'ébauche du péristome. Ces fibres musculaires sont recouvertes par les cellules mésenchymateuses qui s'étaient groupées dans cette région au stade précédent.

STADE II (Fig. 13, II.)

L'édification de la région péristomiale est maintenant presque achevée. La différenciation épidermique a perdu la forme de voûte qu'elle avait au stade précédent. Elle est pyramidale, creusée seulement à la base d'une cavité coiffant le diaphragme. Cellules formatrices de la collerette et gaine sus-diaphragmatique sont très distinctes, chaque ébauche ayant largement proliféré. Une tige ectocystique sépare peu à peu les deux ébauches en s'insinuant entre elles jusqu'au point d'insertion des muscles pariéto-diaphragmatiques. Il est difficile de préciser si la sécrétion de cette tige est due à l'activité de la seule gaine sus-diaphragmatique ou si les cellules fibrillaires, qui édifieront la collerette, y ont également concouru. L'ébauche du diaphragme qui forme la base de la pyramide a maintenant différencié sa musculature. Les fibres du sphincter se sont beaucoup développées et ont atteint l'ectocyste frontal, séparant ainsi le bourrelet péristomial de la gaine sus-diaphragmatique. Les muscles rétracteurs de la région péristomiale ont apparu. L'édification de l'organe s'achèvera par le percement du diaphragme et la sécrétion par les cellules fibrillaires d'une collerette qui demeurera rudimentaire.

Il reste maintenant à voir si l'histologie peut apporter des arguments supplémentaires décisifs à la distinction spécifique entre *Alcyonidium polyoum* et *A. mytili*, fondée par Le Brozec (1955) sur des différences morphologiques et anatomiques.

II. — Comparaison des structures histologiques d'*Alcyonidium polyoum* (Hassall) et *Alcyonidium mytili* Dalyell

A. polyoum et *A. mytili* montrent peu de différences morphologiques dans les régions jeunes. Les loges sont à peu près de même taille, celles d'*A. mytili* étant peut-être un peu plus allongées (fig. 1 et 14). La garniture cellulaire, encore discrète, y est cependant plus abondante que chez *A. polyoum*. On peut déjà noter la prédominance des cellules muqueuses.

Les différences sont frappantes dans les colonies âgées. La comparaison de coupes tangentielles (fig. 15 et 2) montre que les loges

d'*A. mytili* sont plus grandes que celles d'*A. polyoum*, mais la différence essentielle porte sur le fait que les loges sénescentes manquent toujours chez *A. mytili*. Les cellules cystidiennes emplissent, dans

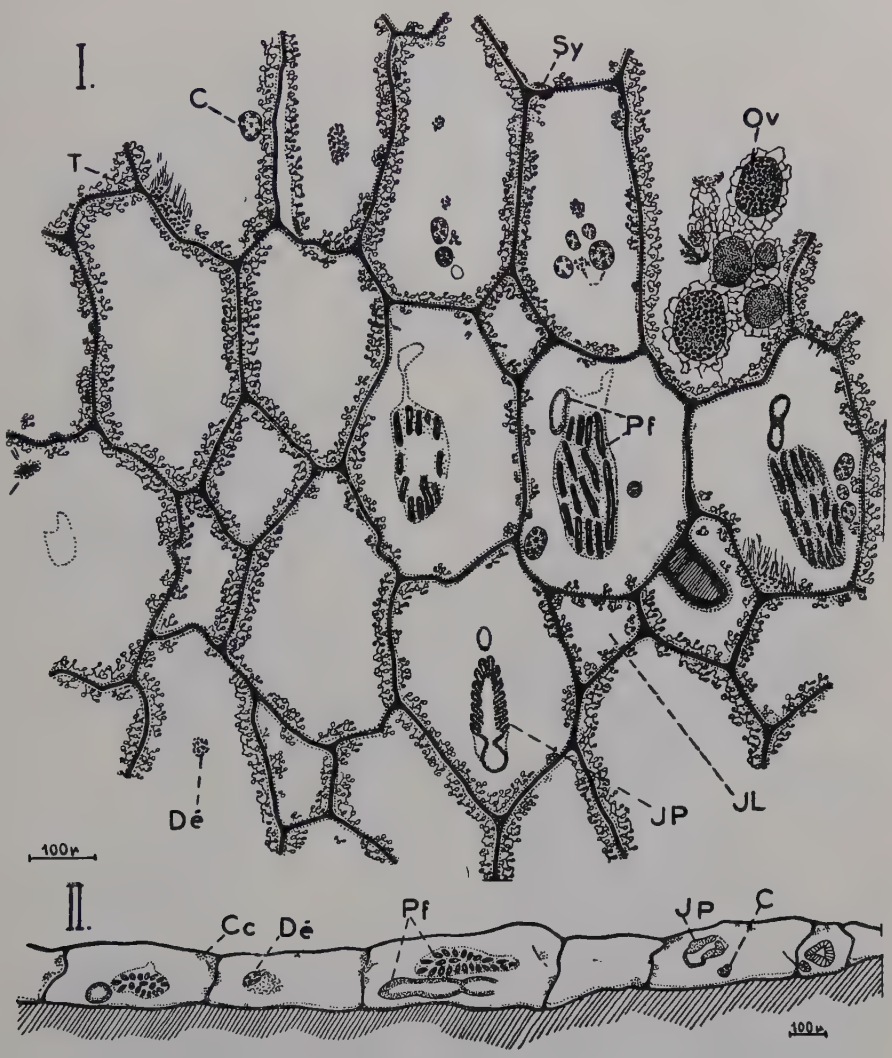


FIGURE 14

Coupes tangentielle (I.) et transversale (II.) d'une jeune colonie d'*Alcyonidium mytili*. Bouin-Duboscq, trichrome rapide de Masson. C : corps brun ; Cc : cellules cystidiennes ; Dé : polypide en dégénérescence ; JL : jeune loge ; JP : jeune polypide ; Ov : ovaire ; Pf : polypide fonctionnel ; Sy : cellule à sarcolytes ; T : testicule.

cette espèce, la presque totalité de la loge, alors que chez *A. polyoum* elles laissent un espace beaucoup plus large autour du polypide, si l'on excepte les loges presque sénescentes.

Les différences dans l'anatomie du polypide ont été décrites avec

précision par Le Brozec (1954). Lors de la dégénérescence les différentes parties du polypide s'autolysent indépendamment les unes des autres chez *A. mytili,* alors que chez *A. polyoum* les tentacules sont souvent englobés par le rectum avant de dégénérer.

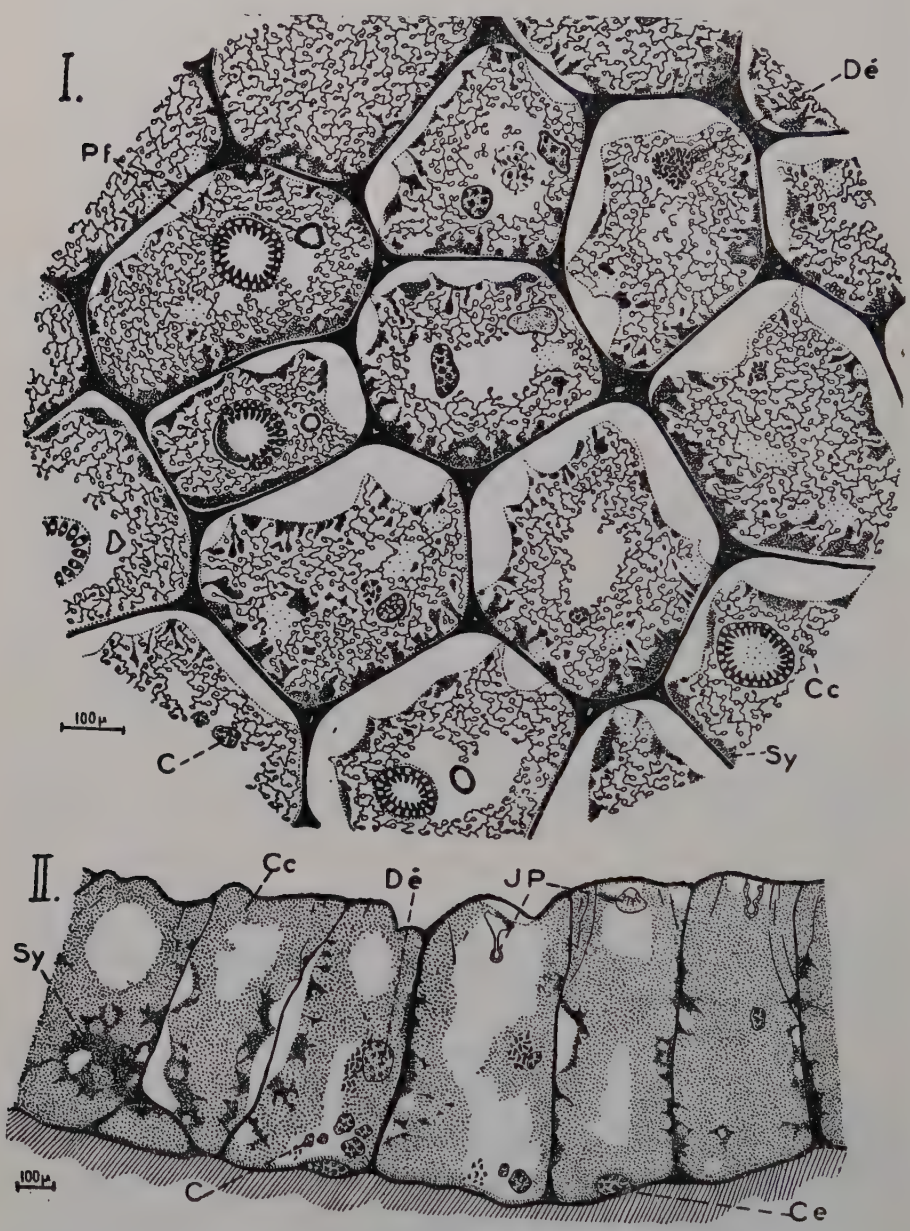


FIGURE 15

Coupes tangentielle (I.) et tranversale (II.) d'une colonie âgée d'*Alcyonidium mytili.* Bouin-Duboscq, trichrome rapide de Masson. C : corps brun ; Cc : cellules cystidiennes ; Ce : corps brun enkysté ; D. : polypide en dégénérescence ; JP : jeune polypide ; Pf : polypide fonctionnel ; Sy : cellule à sarcolytes.

HISTOLOGIE DE DÉTAIL

L'épiderme.

Il ne présente pas de notables différences entre les deux formes. Il est mince dans les régions jeunes, plus épais à la surface et au fond des loges âgées.

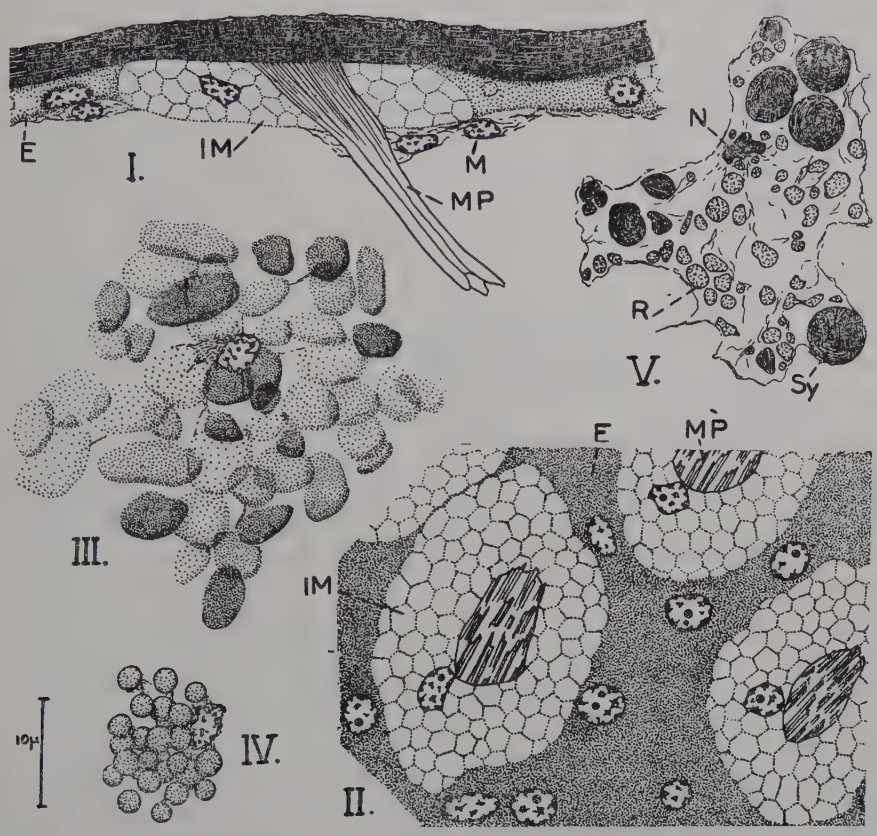


FIGURE 16

Les cellules cystidiennes d'*Alcyonidium mytili*. Bouin-Duboscq, trichrome rapide de Masson. I. et II. : épiderme et cellules d'insertion musculaire en coupe transversale (I.) et tangentielle (II.) ; III. : cellule muqueuse ; IV. : cellule morulaire ; V. : cellule à sarcolytes ; E : épiderme ; IM : cellules d'insertion musculaire ; MP : muscle pariétal ; N : noyau ; R : restes de phagocytose d'anciens sarcolytes ; Sy : sarcolyte.

Les cellules d'insertion musculaire.

Elles ont le même aspect chez *A. polyoum* et *A. mytili*, mais sont sensiblement plus grandes dans cette dernière espèce : elles mesurent 15 à 25 μ de diamètre chez *A. polyoum*, 20 à 30 μ chez *A. mytili* (fig. 7, I et II ; 16, I et II). Leur surface frontale est moins large dans les loges âgées des deux espèces que dans les loges jeunes, mais ce rétrécisse-

ment doit être mis en rapport avec l'épaississement de l'épiderme au cours du vieillissement du cystide.

Les cellules muqueuses.

Abondantes chez *A. polyoum,* elles se développent chez *A. mytili,* avec une particulière luxuriance. Elles sont, là, plus grandes et légèrement moins colorables que chez *A. polyoum;* le mucus y forme des plages plus larges et plus arrondies (fig. 8, I ; 16, III).

Les cellules morulaires.

L'ensemble de la cellule a la même taille chez *A. polyoum* et *A. mytili,* mais les sphérules sont ici plus petites et ne présentent pas les différences de coloration intrasphérulaire que l'on observe chez *A. polyoum.*

Les cellules à sarcolytes.

Elles sont très différentes pour les deux formes, au moins dans les loges âgées. Nous avons vu qu'elles étaient globuleuses ou en massue chez *A. polyoum,* et qu'elles finissaient par emplir la plus grande partie du cystide dans les loges sénescentes. Chez *A. mytili* elles s'anastomosent et forment un réseau, si bien qu'il est parfois difficile de discerner les limites exactes de chaque cellule. De plus, elles ne renferment pas les inclusions lipidiques nombreuses et volumineuses qu'elles contiennent chez *A. polyoum.* Une assimilation plus poussée des sarcolytes doit empêcher l'accumulation des déchets, ce qui explique l'absence de loges sénescentes.

DISCUSSION

Parmi les faits que l'on vient de lire, certains sont entièrement nouveaux, d'autres présentent des différences sensibles par rapport à ceux connus chez d'autres espèces, et méritent d'être discutés.

Le matériel cystidien d'*A. polyoum* se rapproche évidemment beaucoup de celui d'*A. gelatinosum,* connu en détail depuis les travaux de Bobin et Prenant (1957 b). Les mêmes types cellulaires se retrouvent dans les deux espèces ; mais chez *A. polyoum,* la plupart des cellules acquièrent, dans les colonies âgées, des caractères d'éléments vieillis (disparition à peu près totale des formes jeunes, cellules à sarcolytes globuleuses, à noyau pycnotique, bourrées de sphérules résiduelles plus ou moins confluentes) que l'on ne retrouve pas chez *A. gelatinosum.* Il faut vraisemblablement voir là le reflet des ports et des modes de croissance différents des colonies. Chez *A. gelatinosum,* forme dressée, les loges les plus externes sont progressivement recouvertes par des loges plus jeunes ; isolées de l'extérieur, elles dégénèrent rapidement, avant que le peuplement cellulaire y ait atteint l'abondance et la vétusté qu'il acquiert chez *A. polyoum.* Dans cette der-

nière espèce, encroûtante, les loges, qui ne sont que très rarement recouvertes par des cystides plus jeunes, finissent par se gorger de déchets dégénératifs et se transformer en loges sénescentes. Chez *A. polyoum* également, la présence de nombreuses enclaves graisseuses dans les cellules à sarcolytes traduit une sorte de dégénérescence lipidique, et s'explique par une assimilation moins poussée des sarcolytes chez cette forme que chez *A. gelatinosum* et *A. mytili,* espèces dans lesquelles on n'observe pas ces accumulations. Chez *A. mytili,* l'histolyse des déchets est plus poussée que chez *A. polyoum,* mais dans cette espèce, encroûtante, le peuplement cellulaire est beaucoup plus développé dans les régions âgées que chez *A. gelatinosum.*

En 1954, Soule, au sujet de la genèse de la musculature pariétale, écrit : « A intervalles irréguliers dans cette couche de cellules périphériques (l'épiderme), on peut trouver des cellules allongées, fusiformes et légèrement plus grandes. Ces cellules sont à l'origine des muscles pariétaux... » Or, mes propres observations ne s'accordent pas avec ces résultats. La musculature pariétale dérive de la couche mésenchymateuse sous-épidermique. Peut-être faut-il voir dans les « cellules allongées » décrites par cet auteur les cellules d'insertion musculaire, qui s'enfoncent très précocement dans l'épiderme, et dont ce serait, là, la seule description antérieure à celle de ce mémoire.

La description de la dégénérescence permet également des comparaisons avec les résultats acquis par d'autres auteurs. Calvet (1900), Rey (1927), Bobin et Prenant (1957 b) notent que les tentacules s'autolysent indépendamment de la formation du corps brun, mais dans les espèces décrites les tentacules ne sont pas englobés par le rectum, comme cela se produit chez *A. polyoum.* Bobin et Prenant montrent qu'ils peuvent être ingérés par l'œsophage. Chez *A. mytili,* ils dégénèrent isolément. Quelques observations annexes m'ont permis de constater que, chez *A. hirsutum,* ils pénétraient au-delà de la constriction pylorique et atteignaient presque le fond du caecum, repoussant devant eux les cellules dégénérescentes du pylore. De tels faits s'expliquent par les dimensions et la position relative des différents organes du polypide rétracté, décrites par Le Brozec (1954). Chez *A. mytili,* les tentacules n'atteignent pas le niveau de l'anus, chez *A. polyoum,* ils le dépassent légèrement et, chez *A. hirsutum,* ils sont si longs (700 μ) qu'ils sont reployés dans la gaine tentaculaire au-dessus de l'ouverture anale. Le polypide qui entre en dégénérescence se refermant sur lui-même, les tentacules, qui chez *A. mytili* s'autolysent séparément car ils n'atteignent pas l'orifice anal, traversent celui-ci chez les deux autres espèces et pénètrent d'autant plus profondément qu'ils sont plus longs.

L'existence de plusieurs corps bruns pérennants dans une même loge a été signalée par Römer chez *A. mytili,* mais cet auteur pensait que chaque dégénérescence ne fournissait qu'un seul corps brun. J'ai pu montrer que chez *A. polyoum* et *A. mytili,* estomac et cardia se séparent avant l'achèvement de la dégénérescence et sont à l'origine de deux corps bruns distincts. Ce processus n'est toutefois pas général chez les Alcyonellines puisqu'*A. gelatinosum* n'en forme qu'un qui par ailleurs est fugace (Bobin et Prenant, 1957 b). De ces résultats acquis chez des espèces diverses, on peut conclure que le phénomène physiologique de la dégénérescence s'opère par des processus différents et aboutit à des résultats homologues mais non semblables chez des

formes pourtant si voisines que deux d'entre elles furent pendant longtemps prises pour la même espèce.

La dégénérescence de la région péristomiale aboutit, chez *A. polyoum,* à l'éjection de la collerette, qui reste dans la loge et finit souvent pas s'enkyster dans l'ectocyste chez *A. gelatinosum* (Bobin et Prenant, 1957 a). Cette éjection de la collerette est un phénomène connu chez les Vésicularines (*Bowerbankia*). De plus, chez *A. polyoum,* la desquamation d'une pellicule d'ectocyste entraînée par l'expulsion de la collerette et de la tige péristomiale explique la minceur que garde la paroi frontale, qui devient plus épaisse chez *A. gelatinosum.*

Dans cette espèce, la dégénérescence péristomiale s'accompagne d'un remaniement profond de l'épiderme frontal (Bobin et Prenant, 1957 a). Il subit une histolyse intense, formant des amas dégénératifs importants qui sont repris en partie et phagocytés par des cellules spécialisées de cette région : les cellules piriformes. L'épiderme de la région péristomiale se sera donc complètement renouvelé quand il formera le nouveau bourgeon polypidien, puis l'ébauche péristomiale. Les cellules piriformes manquent totalement chez *A. polyoum,* et l'épiderme ne dégénère que très peu lors du remplacement du péristome. Ceci s'explique puisque le bourgeon polypidien, très précoce, se forme en dehors de cette zone, dans une région en quelque sorte indifférenciée de l'épiderme.

Chez *A. gelatinosum,* le péristome, au cours de la régénération du polypide, se perce à l'endroit où l'épiderme frontal a proliféré pour former l'ébauche polypidienne (Bobin et Prenant, 1957 a). Nous avons vu que, chez *A. polyoum,* un tel processus était peu vraisemblable et que les faits s'accordaient mieux avec l'hypothèse d'une liaison secondaire entre la région du futur péristome et la gaine tentaculaire. Ceci rejoindrait un phénomème analogue existant chez les Chilostomes, comme l'a montré Bronstein, en 1938, chez *Membranipora membranacea.* Zschiesche (1909) semble d'ailleurs l'indiquer dans son travail sur *Alcyonidium mytili,* et Silén (1944) écrit : « Chez les Cheilo-Cténostomes, le polypide est formé à l'extrémité proximale du zoïde. La connexion entre polypide et ouverture se forme secondairement ». Cette assertion générale s'oppose aux faits précis décrits par Bobin et Prenant, mais la grande variabilité des processus physiologiques chez les Bryozoaires, notée plus haut, rend discutable une généralisation aussi totale et porte plutôt à croire qu'au sein même des Alcyonellines deux espèces puissent opérer de façon différente la jonction entre le polypide et le péristome. Pour ce caractère, *A. polyoum* et *A. mytili* se rapprocheraient simplement davantage des Chilostomes qu'*A. gelatinosum.*

Cette notion de variabilité se retrouve également si l'on considère l'histogénèse de la région péristomiale. D'origine épidermique, le bourgeon péristomial affecte chez *A. polyoum,* la forme d'une cupule alors qu'il présente l'aspect d'un nodule chez *A. gelatinosum* (Bobin et Prenant, 1957 a). Des dissemblances s'observent également dans le moment d'apparition des différentes ébauches : toute la musculature s'édifie de façon nettement plus tardive chez *A. gelatinosum* que chez *A. polyoum.* La différenciation de la collerette, en revanche, est beaucoup plus précoce dans la première espèce. Cette précocité doit être mise en relation avec le plus grand développement de la collerette, qui reste rudimentaire chez *A. polyoum.*

RÉSUMÉ ET CONCLUSION

Il est parfaitement légitime de séparer les formes décrites sous les noms d'*Alcyonidium polyoum* (Hassall) et *Alcyonidium mytili* Dalyell en deux espèces distinctes puisque l'examen histologique, après l'étude morphologique et anatomique de Le Brozec, a fait apparaître des différences foncières et variées portant sur :

— La forme et la dimension des loges,

— L'abondance et la disposition du matériel cellulaire cystidien,

— La forme et la répartition des différents types cellulaires,

— Le processus de la dégénérescence polypidienne,

— L'absence enfin, chez *A. mytili,* de loges sénescentes bourrées de déchets.

L'étude histologique d'*A. polyoum* a révélé l'existence d'une nouvelle catégorie cellulaire, incluse dans l'épiderme mais d'origine mésenchymateuse, et en relation avec l'insertion de la musculature sur l'ectocyste. Dans les quatre espèces observées, ces cellules sont plus ou moins facilement discernables, mais elles existent toujours.

La comparaison entre *A. polyoum* et *A. gelatinosum* a montré qu'en dehors d'analogies évidentes entre ces deux espèces, il se trouvait des différences sensibles dont certaines permettent d'établir un pont entre les Alcyonellines et des groupes voisins. *A. polyoum* se distingue d'*A. gelatinosum* au point de vue histologique par :

— La plus grande réplétion du cystide,

— La forme vieillie que peuvent acquérir les cellules cystidiennes,

— Le mode de dégénérescence du polypide avec englobement des tentacules par le rectum,

— L'absence totale des cellules spécialisées de la région péristomiale, dites cellules piriformes, qui, chez *A. gelatinosum,* phagocytent la musculature et les débris épidermiques de cette région lors de la dégénérescence,

— La formation de deux corps bruns à chaque dégénérescence,

— La persistance de ces corps bruns dans le fond de la loge,

— L'éjection de la collerette, qui rejoint ce que l'on observe chez les Vésicularines,

— L'apparition du bourgeon polypidien en dehors de la région péristomiale qui rapproche cette espèce des Chilostomes,

— L'existence, dans les régions âgées, de loges sénescentes, qui jouent en quelque sorte le rôle de reins d'accumulation.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

AGATZ, J., 1912. — Knospung und Regeneration bei den Bryozoen. *Inaug. - Diss., Strasbourg, 28 p., 4 pl.*

BOBIN, G. et PRENANT, M., 1956. — Bryozoaires Cténostomes. *Off. cent. de faunist., Faune de France,* LX, *première partie, pp.* 176-335, *76 fig.*

BOBIN, G. et PRENANT, M., 1957 a. — Histogénèse et histolyse de la région péristomiale et de la collerette chez *Alcyonidium gelatinosum* (L.) (Bryozoaire Cténostome). *Ann. Sc. Nat. Zool., onzième série,* XIX, *pp.* 23-48, *16 fig. 1 pl.*

BOBIN, G. et PRENANT, M., 1957 b. — Les cellules cystidiennes et les phénomènes d'histolyse et de phagocytose chez *Alcyonidium gelatinosum* (L.) (Bryozoaire Cténostome). *Bull. Biol. France et Belgique, XCI, pp.* 205-224, *9 fig., 1 pl.*

BORG, F., 1947. — Zur Kenntnis der Oekologie und des Lebenszyclus von *Electra crustulenta* (Bryozoa Chilostomata), nebst Bemerkungen über den sog. brauen Körper bei den Bryozoen. *Zool. Bidrag,* Uppsala, XXV, *pp.* 344-377, *5 fig.*

BRONSTEIN, G., 1938. — Mécanisme de la formation du polypide chez *Membranipora membranacea* (L.). *C.R. Acad. Sc.,* 207, *pp.* 506-508.

BRONSTEIN, G., 1939. — Sur le tube digestif des Bryozoaires gymnolémides. *C.R. Acad. Sc.,* 209, *pp.* 574-576.

CALVET, L., 1900. — Contribution à l'histoire des Bryozoaires ectoproctes marins. *Thèse Paris,* et *Trav. Inst. Zool. Univ. Montpellier, n.s.,* mém. 8, *488 p., 13 pl.*

CHRÉTIEN, M., 1958. — Histologie et développement de l'ovaire chez *Alcyonidium gelatinosum* (L.) (Bryozoaire Cténostome). *Bull. Lab. marit. Dinard,* XLIII, *pp.* 25-51, *10 fig.*

DALYELL, J.-G., 1848. — Rare and remarkable animals of Scotland. *London, pp.* 25-51.

DAVENPORT, CH.-B., 1891. — Observations on budding in *Paludicella* and some other Bryozoa. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.,* XXII, *pp.* 1-114, *12 pl.*

FAULKNER, G.H., 1933. — The relation between somatic and germ cells in the asexually produced polyps of the Polyzoan *Alcyonidium gelatinosum. Ann. Mag. nat. Hist.,* X, *pp.* 255-269, *11 fig., 2 pl.*

GRAUPNER, H., 1928. — Zur Kenntnis der feineren Anatomie der Bryozoen. *Zeitschr. f. wiss. Zool.,* CXXXVI, *pp.* 38-77, *32 fig.*

GRELLET, P., 1958. — Histologie du testicule et spermatogénèse chez *Alcyonidium gelatinosum* (L.) (Bryozoaire Cténostome). *Bull. Lab. marit. Dinard,* XLIII, *pp.* 3-24, *11 fig.*

HASSALL, A.H., 1841. — Description of two new genera of Irish Zoophytes. *Ann. Mag. nat. Hist., pp.* 483-486.

HENNEGUY, F., 1909. — Sur un épithélium à fibres musculaires striées. *C.R. Acad. Sc.,* 148, *pp.* 134-138, *4 fig.*

HERWIG, E., 1913. — Beiträge zur Kenntnis der Knospung bei den Bryozoen. *Inaug. - Dis., Marburg, 32 p., 2 pl.*

HINCKS, T.H., 1880. — A History of the British marine Polyzoa. *2 vol., London.*

HYMAN, L.H., 1959. — Ectoprocta Gymnolemata. *McGraw-Hill publ. in zool. Sc., The Invertebrates,* V, *pp.* 275-434, *59 fig.*

JOLIET, L., 1887. — Contribution à l'histoire naturelle des Bryozoaires des côtes de France. *Thèse Paris,* et *Arch. Zool. exp. gén., première série,* 6, *pp.* 193-304, *8 pl.*

LACOURT, A.-W., 1951. — Bryozoa of the Netherlands. *Arch. néerlandaises Zool.,* VIII, *pp.* 289-321, *5 fig., 3 pl.*

LADEWIG, F., 1900. — Ueber die Knospung der ectoprocten Bryozoen. *Inaug. - Diss., Berlin,* et *Zeitschr. f. wiss. Zool.,* LXVII, *pp.* 323-339, *1 pl.*

LE BROZEC, R., 1954. — Les Alcyonellines (Bryozoaires Ectoproctes) de Roscoff et leurs caractères distinctifs. *Dipl. Et. sup. Paris, 48 p., 25 fig.*

LE BROZEC, R., 1955. — Les *Alcyonidium* de Roscoff et leurs caractères distinctifs (Bryozoaires Ectoproctes). *Arch. Zool. exp. gén.,* 93, *N. et R., pp.* 35-50, *6 fig., Fasc. XXXIII des Trav. Stat. Biol. Roscoff.*

LUTAUD, G., 1959. — Etude cinématographique du bourgeonnement chez *Membranipora membranacea* (L.) Bryozoaire Chilostome. Première partie : Le développement du polypide. *Bull. Soc. zool. France*, 84, *n*os *2-3, pp.* 167-173, *1 pl.*

NITSCHE, H., 1871. — Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen. IV. Ueber die Morphologie der Bryozoen. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XXI, *pp.* 92-119, *2 fig.*

PROUHO, H., 1892. — Contribution à l'histoire des Bryozoaires. *Arch. Zool. exp. gén.*, (2), 10, *pp.* 557-656, *10 fig., pl. XXIII-XXX.*

REY, P., 1927. — Observations sur les corps bruns des Bryozoaires Ectoproctes. *Bull. Soc. zool. France*, 52, *pp.* 367-379, *8 fig.*

RIES, E., et SCHOELZEL, G., 1934. — Beiträge zu Problem der vitalen Färbung. 1. Cytologische und cytophysiologische Ergebnisse von Vital-färbungen an *Zoobothryon* (Bryozoa) und *Gastroblastula* (Hydromedusae). *Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat.*, XX, *pp.* 523-564, *14 fig.*

RÖMER, O., 1906. — Untersuchungen über die Knospung, Degeneration und Regeneration von einigen ectroprocten Bryozoen. *Zeitschr. f. wis. Zool.*, LXXXIV, *pp.* 446-478, *2 pl.*

SILBERMANN, S., 1906. — Untersuchungen über den feineren Bau von *Alcyonidium mytili. Inaug. - Diss., Rostock*, et *Arch. f. Naturgesch.*, LXXII, *pp.* 265-310, *2 pl.*

SILÉN, L., 1944 a. — On the division and movement of the alimentary canal of the Bryozoa. *Arkiv f. Zoologi*, XXXV, A, *fasc. 12, 40 p., 14 fig., 1 pl.*

SILÉN, L., 1944 b. — The anatomy of *Labiostomella gilseni Silén* (Bryozoa Protocheilostomata), with special regard to the embryo chambers of the different groups of Bryozoa and to the origin and development of the Bryozoan zoarium. *Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handl.* (3), XXI, *n° 6, pp.* 1-111, *5 pl., 85 fig.*

SMITT, F.A., 1866. — Kritisk Förteckning öfver Skandinaviens Hafs-Bryozoen. *Oefvers. K. Vetensk. Akad. Förhandl., Stockholm, 1865-1872*, cité par Römer.

SOULE, J.D., 1954. — Post-larval development in relation to the classification of the Bryozoa Ctenostomata. *Bull. South Calif. Acad. Sc.*, LIII, *part 1, pp.* 13-34, *3 pl.*

ZSCHIESCHE, A., 1909. — Untersuchungen über die Metamorphose von *Alcyonidium mytili. Zool. Jahrb., Anat.*, XXVIII, *pp.* 1-72, *3 fig., pl. I-IV.*

SYMPOSIUM ON
"THE BIOLOGICAL AND PHYSICAL ASPECTS OF LIGHT IN THE SEA"

The 10th Pacific Science Congress, to be held at the University of Hawaii, Honolulu, Hawaii, USA, August 21 to September 6, 1961 will feature a two- day symposium on "The Biological and Physical Aspects of Light in the Sea". Symposium dates will be announced later. Two important panel discussions are planned for this symposium:

I. - PANEL ON BIOLOGICAL ASPECTS.

CHAIRMAN: **Dr. George L. Clarke**, Harvard University, USA.

INVITED PANEL MEMBERS

Dr. Gunnar Thorson	Marinbiologists Lab. Denmark.
Dr. J.A. Colin Nicol	Marine Biological Assoc. England.
Dr. Y. Haneda	Yokosuka City Museum, Japan.
Dr. G.F. Humphrey	Marine Biological Lab., Australia.
Prof. J. Morton	Auckland Univ. College, New-Zealand.
Dr. F.T. Haxo	Scripps Instit. of Ocean., USA.
Dr. J.D.H. Strickland	Fisheries Res. Board, Canada.
Dr. S. Motoda	Faculty of Fisheries, Japan.
Dr. T.H. Waterman	Yale University, USA.

II. - PANEL ON PHYSICAL ASPECTS.

CHAIRMAN: **Dr. S.Q. Duntley**, Scripps Institution of Oceanography, USA.

INVITED PANEL MEMBERS

Dr. T. Sasaki	Tokyo University of Fisheries, Japan.
Capt. J.-Y. Cousteau	Musée Océanographique, Monaco.
Dr. H. Barnes	Marine Station, Scotland.
Dr. H. Edgerton	Mass. Institution of Technology, USA.
Dr. N. Jerlov	Oceanografiska Inst., Sweden.
Dr. J. Joseph	Deutsches Hydrographiches Inst., Germany.
Dr. A. Ivanoff	Museum National d'Histoire Naturelle, France.
Mr. R. Harter	Bureau of Ships, USA.
Mr. R.A. Lee	Bendix Friez, USA.
Dr. R.W. Preisendorfer	Scripps Institution of Oceanography, USA

⁂

For further information, write to:

Mr. Harold J. Coolidge, Secretary General.
10th Pacific Congress
Bishop Museum
Honolulu 17, Hawaii
USA.

or to:

Mr. John E. Tyler, Symposium organizer.
Research Physicist
Visibility Laboratory
Scripps Instution of Oceanography
University of California
San Diego, 52, California, USA.

THREE NEW GASTROTRICHS FROM THE SWEDISH WEST COAST

by

P.J.S. Boaden

Marine Biology Station, Menai Bridge, Anglesey, U.K.

Résumé

Ce travail concerne trois Gastrotriches Macrosyoidea nouveaux pour la science trouvés dans le mésopsammon de la côte W. de Suède : *Cephalodasys lobocercus* n.sp. ; *Tetranchyroderma suecica* n.sp. ; rappelant par sa forme générale *T. apus* Remane, mais s'en distinguant par les deux expansions pédieuses caudales : *Paradasys turbanelloides* n.sp. ; espèce très intéressante, qui combine les caractères de *Paradasys* et de *Turbanella*.

On cite également quelques animaux de la faune associée aux Gastrotriches.

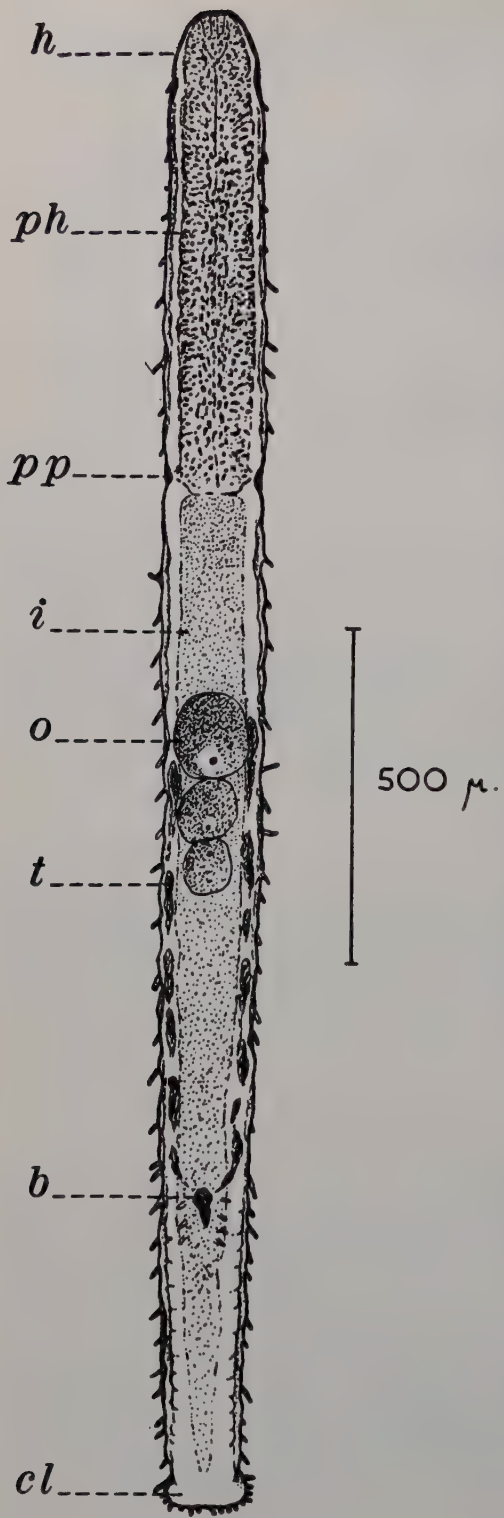
Abstract

This paper describes three new species of Gastrotricha Macrodasyoidea discovered in autumn 1959 during a visit to Kristineberg Zoological Station. They are all members of the marine interstitial fauna and were found in medium to fine grained sand dredged from depths of to 22 metres both at Hållö and the Väderöarna.

CEPHALODASYS LOBOCERCUS n. sp.

Adult specimens of *Cephalodasys lobocercus* (Fig. 1) are from 1.7 to 2.3 mm. long when moving freely by ciliary action. The breadth at the widest point varies from .12 to .16 mm. The body narrows slightly toward the posterior end where there is a well defined caudal lobe 40 to 50 μ long. The head is 80 to 100 μ long and rounded at the anterior end. The posterior end is marked off from the rest of the body by a shallow ventro-lateral groove on either side. There are no cephalic appendages other than the anterior adhesory tubules, 15 to 22 in number. These are situated on the ventral surface and arranged irregularly, though there is often a rough alignment into two paired transverse rows on each side (Fig. 2).

Cahiers de Biologie Marine
Tome I - 1960 - pp. 397-406



The lateral tubules are up to 15 μ long when unextended and have oblique ends. There are two lateral rows on each side of the animal. The more ventral row of up to 40 tubules extends as far forward as the head groove, but the more dorsal row of up to 30 tubules extends only to within 100 μ of the head groove (Fig. 2). In the region of the bursa copulatrix there are additional adhesory tubules on the dorsal surface (Fig. 1). There are about half the length of the lateral tubules and arranged in a longitudinal row of 3 to 5 near each side on the bursa.

The arrangement of the posterior tubules is shown in figure 3. The number in the adult varies from 20 to 25, the larger specimens having the most tubules.

The fairly extensible mouth (Fig. 2) leads into pharynx 600 to 700 μ long. The pharyngeal pores are easily seen close to the hind end of the pharynx. The gut narrows towards the anus, which opens ventrally immediately anterior to the caudal lobe. The pharynx occupies about one third of the total length of the digestive tract.

Epidermal glands are closely packed on the dorsal surface, which they cover nearly completely, though they are absent from the caudal lobe.

Fig. 1

Cephalodasys lobocercus n. sp. Adult animal, dorsal view.

h : head; *i* : intestine; *o* : oocytes; *b* : bursa ; *c.l* : caudal lobe ; *ph.* : pharynx ; *p.p* : pharyngeal pore ; *t* : *testis.*

The head has a dorsal covering of cilia but otherwise the ciliation is restricted to the ventral surface, which has an entire covering on the anterior three fifths. In the posterior region the ciliation is restricted to two latero-ventral bands. The underside of the caudal lobe is densely ciliated.

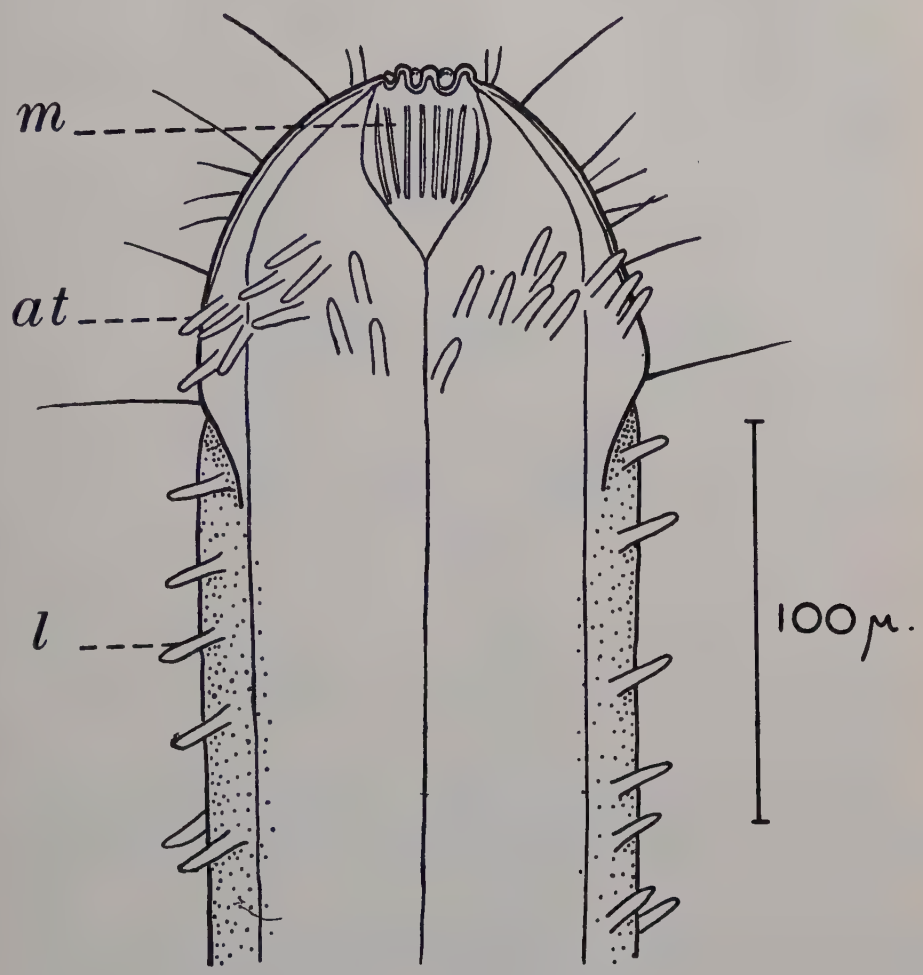


FIG. 2
Cephalodasys lobocercus n. sp. Anterior region, ventral view.
a.t: anterior adhesory tubules; *l.t:* lateral adhesory tubules; *m:* mouth cavity.

Sensory hairs are distributed along the length of the body. They are commoner in the head region where they reach 50 μ in length. The sensory hairs in te region of the bursa also attain this length, but elsewhere on the body the sensory hairs rarely exceeded 35 μ.

The reproductive system of *Cephalodasys lobocercus* is similar to that of *C. maximus* Remane. Both ovary and bursa copulatrix

are dorsal. The adult carries a maximum of four ripe eggs, more usually only two or three, situated half way along the body. The eggs, which do not exceed 130 μ diameter, seem to be liberated

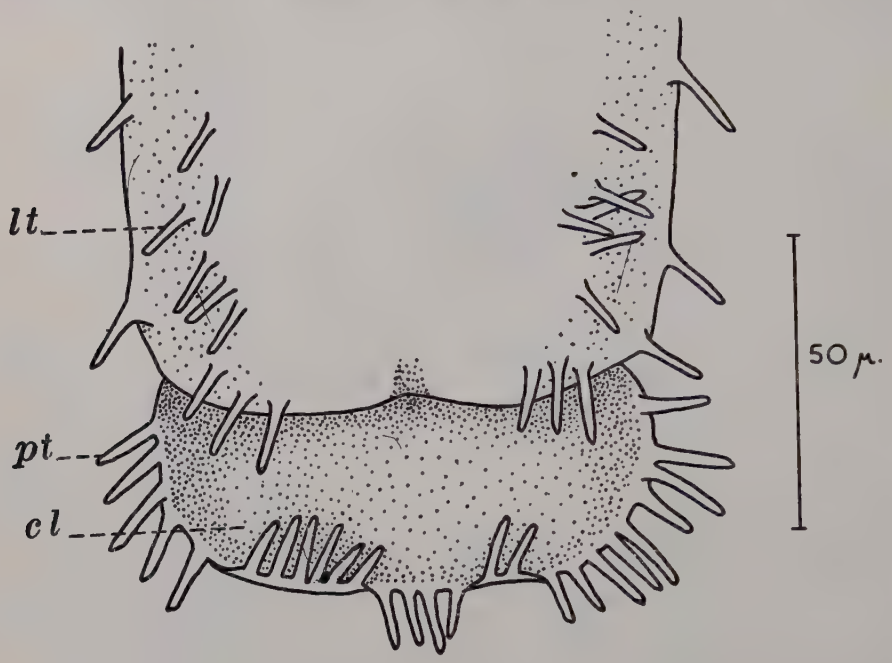


Fig. 3
Cephalodasys lobocercus n. sp. Posterior region, ventral view.
c.l: caudal lobe; *l.t:* lateral adhesory tubules; *p.t:* posterior adhesory tubules.

by rupture of the body wall. Like the eggs, the bursa is situated further forward than in *C. maximus*. The bursa wall is composed of large cells. In two specimens where the bursa contained spermatozoa the cells forming the anterior wall had been cytolysed. This

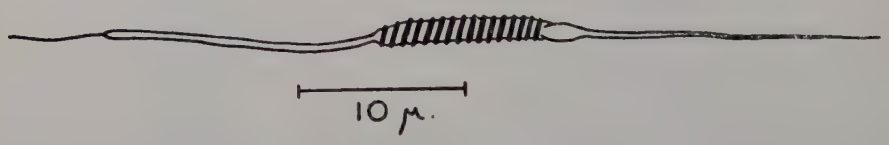


Fig. 4
Spermatozoon of *Cephalodasys lobocercus* n. sp.

may be necessary before the spermatozoa can reach the ova. No internal opening of the bursa has been observed in other specimens.

The testes are paired lateral organs (Fig. 1) extending from the mid body backwards to the bursa copulatric. A. spermatozoon of *C. lobocercus* is shown in figure 4.

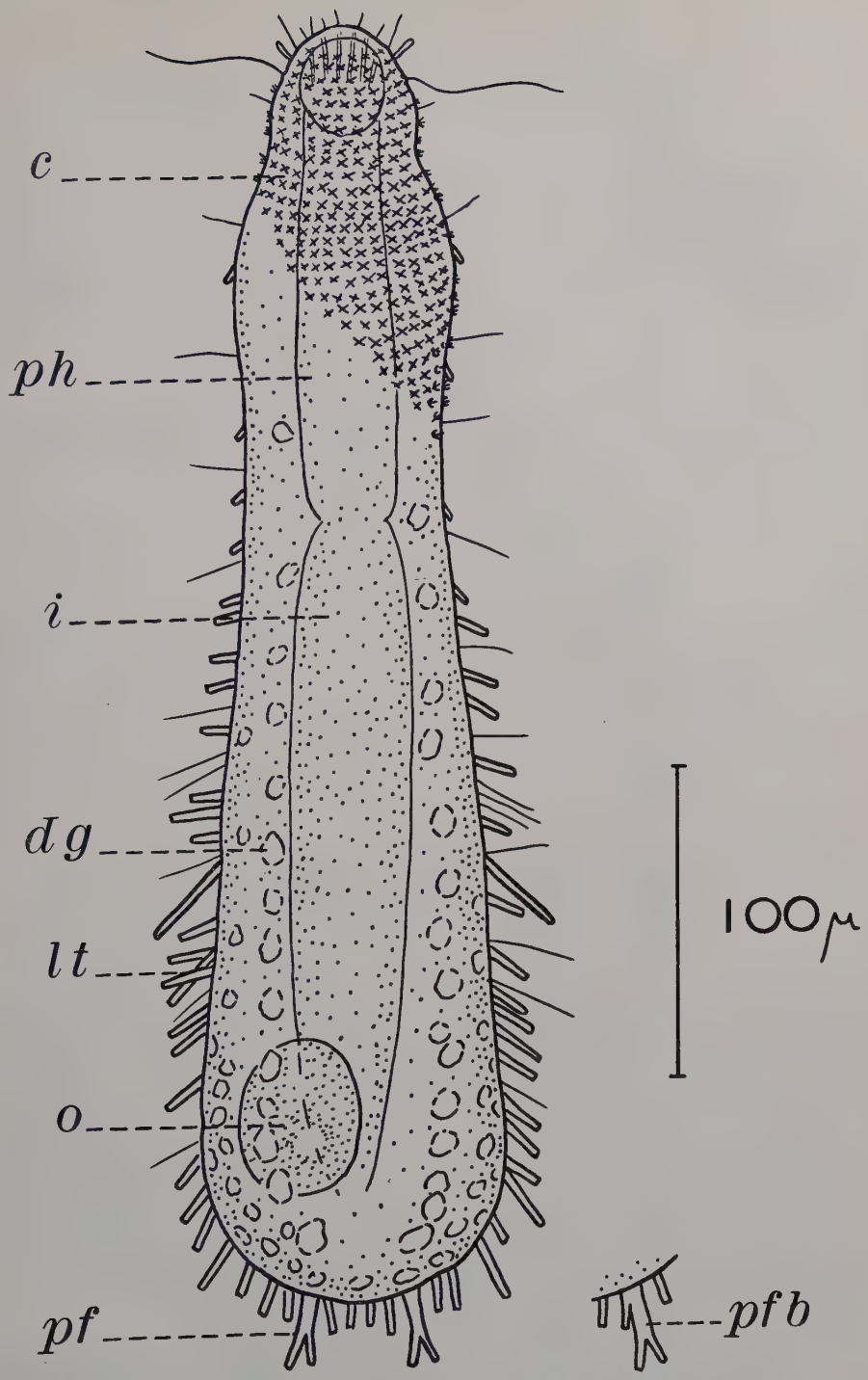


FIG. 5

Tetranchyroderma suecica n. sp.
Adult animal, dorsal view, cuticular hooks omitted from posterior region.

c: cuticular hooks; *d.g:* dorsal glands; *i:* intestine; *l.t:* lateral adhesory tubules; *o:* oocyte; *p.f:* posterior foot; *p.f.b:* posterior foot with three tubules.

TETRANCHYRODERMA SUECICA n. sp.

This species belongs to the section of the genus *Tetranchyroderma* which possesses five pronged cuticular hooks (pentancres). The adult reaches a maximum length of 450 μ but mature specimens have been found which are only 380 μ long. The appearance of the body when freely moving may be described as that of an elongated pear, as shown in figure 5. The mouth can be widened so that

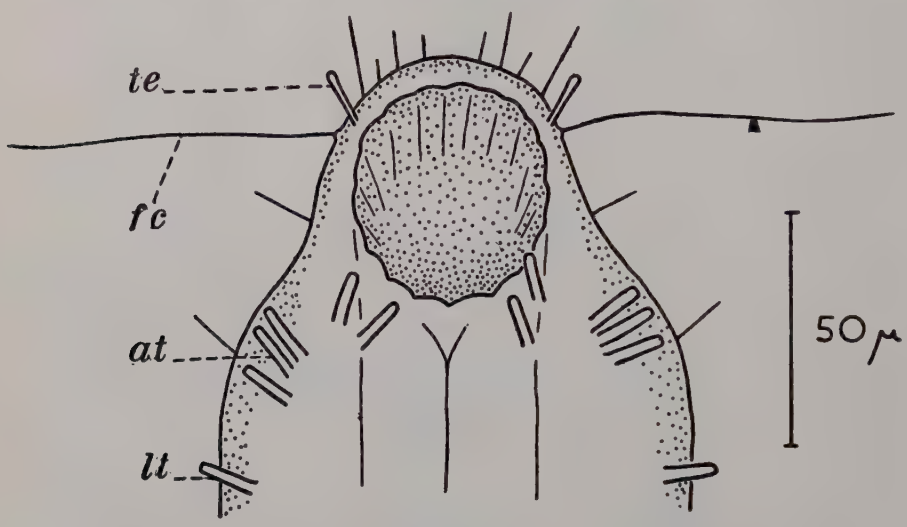


Fig. 6
***Tetranchyroderma suecica* n. sp. Head region, ventral view.**

a.t: anterior adhesory tubules; *f.c:* flagelliform cirrus; *l.t:* lateral adhesory tubules; *te:* head tentacle.

is gapes to the same width (100 μ) as the body, the lateral edges of which then become parallel. The head of *Tetranchyroderma suecica* resembles that of *T. apus* Remane in that it bears a pair of short tentacles and a pair of flagelliform cirri (Fig. 6). The cirri are between 60 and 70 μ long, the tentacles attain 12 μ and are slenderly club-shaped.

As in most other Gastrotricha Macrodasyoidea, the adhesory tubules are arranged in three main fields or groups, the anterior, lateral and posterior. The anterior group of adhesory tubules are approximately the same length as the tentacles and usually number 10, five on each side of the body. They are arranged in a ventro-lateral row of 3 and a more ventro-medial group of 2 (Fig. 6); one pair of the latter is sometimes absent however.

They are 20 to 30 lateral tubules, scarce in the pharyngeal region, more numerous toward the posterior. Most do not exceed 20 μ in length but a pair 30 μ long lying about two thirds down the length of the body from the anterior end can sometimes be distinguished. The disparity between this pair and the rest is more obvious in younger specimens.

The posterior tubules of *T. suecisa* are delimited by an obvious pair of feet usually bifid, occasionnally with a small third tubule. Between these feet there are 4 to 8 single tubules (Fig. 5).

The ratio of the pharynx to the total length of the digestive tract is approximately three eighths.

There are numerous latero-dorsal epidermal glands of homogenous content. They form two paired rows (Fig. 5). The glands of the more dorsal row, which extends forward into the pharyngeal region, reach 10 μ diameter. The more lateral rows, consisting of glands about half the size, begin half way down the body length and are continuous around the posterior border of the animal.

The pentancres have equal sized prongs not exceeding 6 μ in length. There are 55 to 70 transverse rows of hooks, which in the widest region of the body contain up to 20 pentancres each.

The ventral ciliation is entire.

Little of the reproductive system is known. There is a single testis which is situated on the right side. Specimens were not found

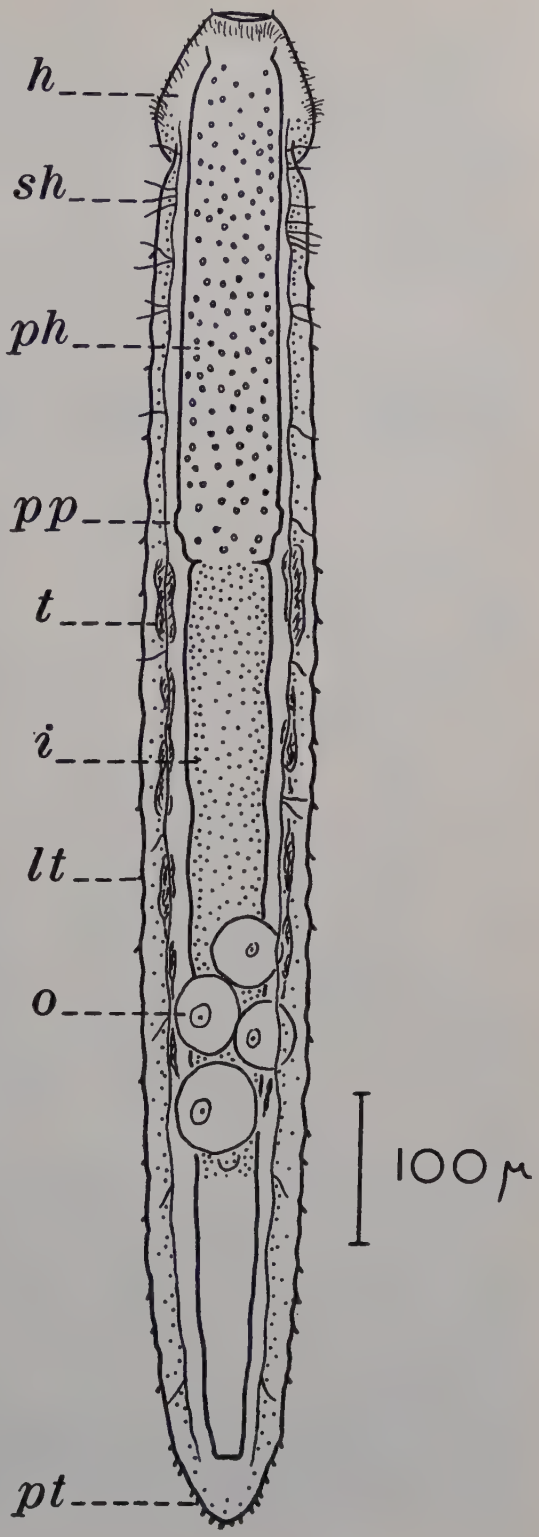


Fig. 7
Paradasys turbanelloides n. sp.
Adult animal, dorsal view.

h: head; *i:* intestine; *l.t:* lateral adhesory tubules; *o:* oocytes; *ph; pharynx;* *p.p:* pharyngeol pore; *p.t:* posterior adhesory tubules; *s.h:* sensory hairs.

with more than one oocyte visible. The egg is situated near the posterior end and attains a maximum diameter of 50 μ.

Of the other *Tetranchyroderma* species so far described *T. suecica* appears related most nearly to *T. apus* but differs from this species most markedly by the possession of well developed posterior feet.

PARADASYS TURBANELLOIDES n. sp.

Swedmark (1956) has described from the south coast of France a young gastrotrich which combined characters of the genera *Para-*

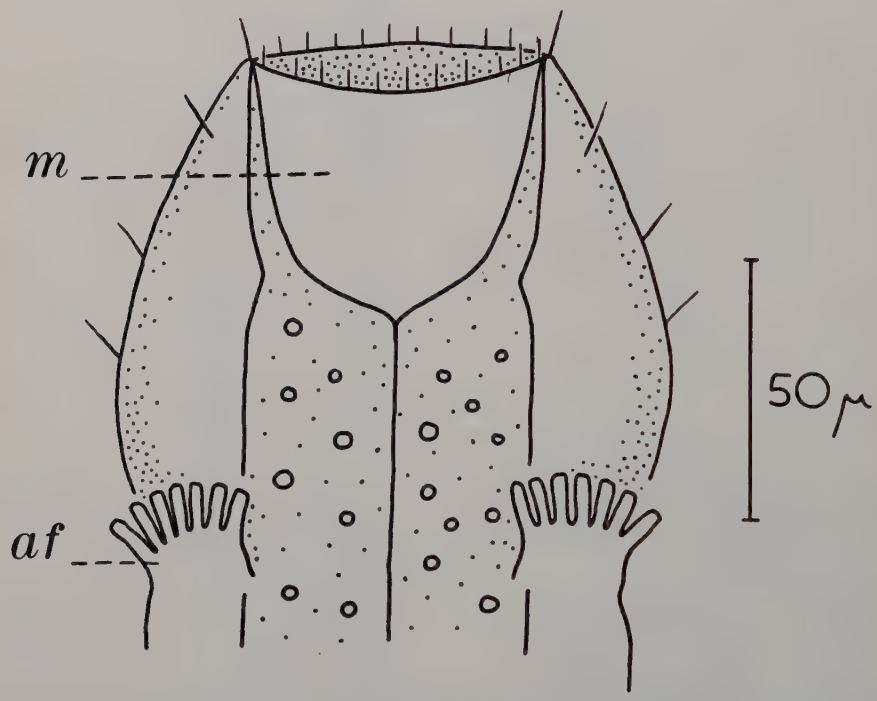


Fig. 8
Paradasys turbanelloides n. sp. Anterior region, ventral view.
a.f: anterior foot; *m:* mouth cavity.

dasys and *Turbanella*. The species here described is an obviously similar form.

The body of *Paradasys turbanelloides* is dorso-ventrally flattened, the nearly parallel sides tapering slightly towards the finely rounded posterior end. The adult (Fig. 7) when not contracted attains a length of 1 mm. and 115 μ breadth. There is a fairly distinct head

marked off by ventro-lateral grooves. The whole body is transparent.

The anterior tubules are aggregated into a pair of feet very like those of *Turbanella* species. Each foot consists of seven or occasionally six tubules 10 μ long situated ventro-laterally just behind the head (Fig. 8).

Fifteen to twenty lateral tubules 9 to 12 μ long are borne on each side of the body. The posterior tubules are arranged singly around the posterior border, 10 to 15 in number and slightly shorter than the lateral ones.

The mouth (Fig. 8) is terminal though slightly inclined to the ventral surface. Its anterior border bears 15 to 20 short bristles 5 to 6 μ long. The pharynx has numerous round refringent granules. The pharyngeal pores are well developed and situated close to the posterior end of the pharynx. The anterior two thirds of the intestine is granular ; the posterior non-granular region leads

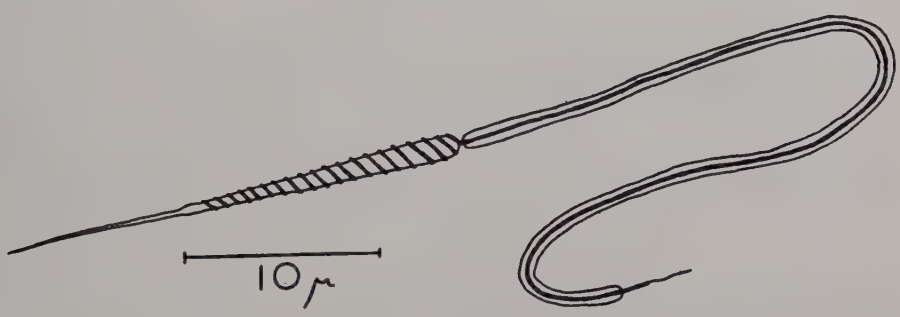


Fig. 9
Late spermatid of *Paradasys turbanelloides* n. sp.

to the anus, which opens about 30 μ from the hind margin of the body. In the adult the ratio of pharynx length to that of the total digestive tract is slightly less than one third.

No dorsal glands are apparent but the epidermis is finely granular.

The ventral ciliation is entire but more dense in the ventro-lateral region especially near the posterior where cilia are sparse toward the mid-line. The head bears also a pair of lateral tufts of cilia and a dorsal transverse band near the anterior border (Fig. 7). There is a dorso-lateral row of stout sensory hairs 15 to 20 μ long. These are commonest in the anterior region just behind the head.

The testes are paired and extend alongside the granular region of the intestine. The genital openings could not be distinguished. The eggs are very transparent and thus difficult to see. Up to four eggs of maximum diameter 60 μ may be carried by one adult. The structure of the nearly mature spermatid is shown in figure 9.

ASSOCIATED FAUNA

Among the animals occuring in the same habitat as the three described gastrotrichs were found the following:— the interesting Hydrozoan coelenterate *Halammohydra schulzei* Remane ; the turbellarian *Utelga heinckei* (Attems); Gastrotricha: *Aspidiophorus marinus* Remane, *Chaetonotus atrox* Wilke, *Macrodasys caudatus* Remane, *Turbanella cornuta* Remane; Archiannelida: young *Polygordius appendiculatus* Fraipont, *Protodrilus adhaerens* Jägersten, *Trilobodrilus heideri* Remane; Holothuria: *Leptosynapta decaria* Östergen, *Leptosynapta minuta* Becher. The polychaete *Praegeria remota* Southern was particularly common, as was *Staurocephalus* sp.

Acknowledgements

I wish to thank all members of the staff at Kristineberg Zoological Station, in particular the Director, Dr. B. Swedmark, for their help and hospitality. The work was carried out during the tenancy of a United Kingdom D.S.I.R. grant.

REFERENCES

GERLACH, S., 1953. — Gastrotrichen aus dem Küstengrundwasser des Mittelmeeres. *Zool. Anz.*, 150, *pp.* 203-211.

KARLING, T.G., 1954. — Über einige Kleintiere des Meeressandes des Nordsee-Ostsee-Gebietes. *Ark. Zool.*, 7, 3, *pp.* 241-249.

LEVI, C., 1950. — Contribution à l'étude des Gastrotriches de la région de Roscoff. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 87, *N. et Rev.*, 1, *pp.* 31-42.

REMANE, A., 1926. — Morphologie und Verwandschaftsbeziehungen der aberranten Gastrotrichen I. *Z. Morph. Ökol. Tiere.*, 5, 4, *pp.* 625-754.

REMANE, A., 1927. — Neue Gastrotricha Macrodasyoidea. *Zool. Jb. (Syst.)*, 54, *pp.* 203-242.

REMANE, A., 1934. — Die Gastrotrichen des Grundwassers von Schilksee. *Schr. naturw. Ver. Schl.-Holst.*, 20, 2, *pp.* 473-478.

REMANE, A., 1936. — Gastrotrichen. *Bronn's Klassen*, 4, 2, *Ab.1, B.1*, 2.

SAITO, I., 1937. — Neue und bekannte Gastrotrichen der Umgebung von Hirosima (Japan). *J. Sci. Hiroshima Univ.*, Sér. B, Div. 1, *pp.* 245-265.

SWEDMARK, B., 1956. — Etude de la microfaune des sables marins de la région de Marseille. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 93, *N. et Rev.*, 2, *pp.* 70-95.

WIESER, W., 1957. — Gastrotricha Macrodasyoidea from the intertidal of Puget Sound. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, 76, 4, *pp.* 372-381.

WILKE, U., 1954. — Mediterrane Gastrotrichen. *Zool. Jb. (Syst.)*, 82, *pp.* 497-550.

LE *RHODOCHAETE PARVULA* THURET (BANGIOIDÉE) ET SA REPRODUCTION SEXUÉE

par

Francis Magne

Station Biologique de Roscoff

Résumé

Chez le *Rhodochaete parvula* Thuret (Rhodophycée, Bangioidée), l'auteur décrit les organes sexués encore inconnus, la fécondation, le développement du zygote qui aboutit à la formation d'une seule carpospore. L'étude caryologique montre que la méiose n'a pas lieu avant la formation de celle-ci, qui est donc diploïde ; les conséquences théoriques de ce résultat sont examinées.

La connaissance de la reproduction sexuée du *Rhodochaete* permet de préciser la position systématique encore douteuse de cette algue, et de tenter, par analogie, une interprétation des organes reproducteurs connus des genres *Compsopogon* et *Kyliniella*.

Le *Rhodochaete parvula* (1) a été décrit par Thuret (in Bornet, 1892) et ne semble avoir été revu depuis qu'une seule fois par Schmitz (1897).

Au cours d'un séjour en juin 1960 à la Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer, j'ai pu récolter cette espèce rarissime en quantité suffisante pour pouvoir l'observer *in vivo* et fixer du matériel destiné à une étude caryologique qui a été effectuée au retour à Roscoff.

Je suis heureux de trouver ici l'occasion de remercier : M. le Docteur G. Tregouboff, Directeur, et M. le Professeur P. Bougis, Sous-Directeur, ainsi que tout le personnel de la Station Zoologique pour l'accueil dont j'ai bénéficié et pour l'aide qu'ils m'ont apportée au cours de ce séjour ; M. le Professeur G. Teissier, grâce à qui ce séjour a pu avoir lieu, et qui a offert l'hospitalité à ce mémoire dans les « Cahiers de Biologie marine » ; M. le Professeur J. Feldmann, pour ses précieux conseils et son amabilité à mettre à ma disposition sa bibliothèque et ses collections.

---

(1) Certains écrivent *Rhodochaete pulchella* Thuret, mais ce binome doit disparaître. Il semble en effet dû à un lapsus de Bornet qui écrit (1892, p. 261) : « G. Thuret a donné à cette curieuse algue... le nom de *Rhodochaete pulchella*, et je l'ai distribuée sous ce nom à mes correspondants. » Or, les échantillons authenthiques portent en réalité, de la main même de Bornet, l'indication : *Rhodochaete parvula* Thuret. En outre, dans les « Algues de Schousboe », la légende des planches illustrées ne fait mention que du *Rh. parvula*.

Cahiers de Biologie Marine
Tome I - 1960 - pp. 407-420

ÉTUDE "IN VIVO"

Le *Rhodochaete parvula* Thuret a été retrouvé à Villefranche, épiphyte sur l'*Acrosymphyton purpuriferum* (J. Ag.) Sjöstedt, comme il l'avait été par Thuret et Bornet et par Schmitz. Les échantillons ont été récoltés en plongée libre, par trois à cinq mètres de profondeur, près du Cap Ferrat.

D'excellentes préparations extemporanées ont été facilement obtenues en écrasant légèrement dans l'eau de mer, entre lame et lamelle, un fragment d'*Acrosymphyton* recouvert de son épiphyte.

L'appareil végétatif

Bornet a donné, dans les « Algues de Schousboe », un dessin de *Rhodochaete parvula* qui donne une bonne première idée de la plante.

Chacune des frondes (fig. 1) est formée d'un filament dressé, monosiphoné et ramifié assez régulièrement et sub-dichotomiquement. Je n'ai observé aucun signe de cortication. La base de chaque fronde, déjà figurée par Hamel (1924), est engagée plus ou moins profondément dans le gélin et entre les cellules de l'hôte. Elle comporte toujours une cellule renflée, ampulliforme, située au-dessous de la surface de l'hôte et à une distance variable de celle-ci. A la partie inférieure de cette cellule ampulliforme et plongeant dans l'hôte, se trouve toujours un filament rhizoïdal composé soit d'une seule cellule chez les plantes jeunes (fig. 1), soit de plusieurs cellules. Dans tous les cas, ces cellules rhizoïdales contiennent des plastes normalement colorés. En outre, il m'a été impossible d'apercevoir la moindre trace de rapport anatomique entre le *Rhodochaete* et son hôte, ce qui aurait traduit un parasitisme.

Il est très vraisemblable que la cellule ampulliforme ne soit autre qu'une spore dont serait née la plante. Malgré de nombreuses préparations, je n'ai pu découvrir une de ces spores ni même une très jeune germination, telle que celle figurée par Schmitz (1897, fig. 196 D) par exemple ; les frondes les plus jeunes étaient déjà très avancées.

La *croissance* des rameaux semble se faire par la seule activité de la cellule apicale ; c'est le seul lieu en effet, où, sur préparations cytologiques, on puisse voir l'axe du fuseau de mitose disposé longitudinalement. Les ramifications naissent de la partie supérieure de certaines cellules intercalaires (fig. 2) ; d'emblée, tous les rameaux sont formés de cellules sensiblement d'un diamètre constant sur une grande longueur, au moins tant qu'elles demeurent stériles.

Chaque cellule stérile est cylindrique et quatre à dix fois plus longue que large, avec un diamètre variant de 5 à 12 μ, les plus grosses cellules étant celles de la base. Le contenu en est très limpide. Le noyau, quelquefois visible, est toujours unique. L'appareil plastidial est assez variable. Selon la description originale, il est formé de nom-

breux petits plastes pariétaux arrondis ; c'est bien le cas en effet dans quelques cellules initiales (fig. 4) ou dans celles qui leur font suite immédiatement. Mais, dans la grande majorité des cellules adultes, il y a un nombre réduit de plastes en bandelettes très longues et très découpées et même, souvent, il semble bien que la fusion soit totale et qu'il n'y ait plus dans chacune qu'un seul plaste en lanière ramifiée (fig. 3).

Hormis ces constituants, on peut retrouver dans la cavité cellulaire plusieurs vacuoles qui en occupent la majeure partie. On peut rencontrer aussi de l'amidon en grains très petits et approximativement tous semblables ; c'est exceptionnel dans le matériel soumis à un éclairage moyen, mais constant dans le matériel conservé quelques heures en plein soleil. En revanche, cette substance de réserve existe toujours dans les spermatocystes mûrs, dans les zygotes âgés et dans les carpospores, où elle est particulièrement abondante.

La membrane cellulaire est très mince et il n'est pas possible d'y distinguer plusieurs couches sur le vivant. Schmitz (1897) ayant signalé la présence de ponctuations intercellulaires chez cette espèce, j'ai recherché celles-ci avec attention. *In vivo,* jamais je n'ai pu observer semblable formation. En revanche, après action de l'acide acétique dilué, j'ai fréquemment reconnu la présence d'un très mince canalicule (?) joignant deux contenus cellulaires et situé à peu près dans l'axe du filament (fig. 16). Doit-on voir là l'équivalent des ponctuations intercellulaires des Floridées ? De toute façon, aucune structure assimilable à des boutons synaptiques n'est perceptible.

La reproduction

Thuret et Bornet ont observé la formation de spores qu'ils considèrent comme des spores neutres. Voici ce qu'en dit Bornet (1892, pp. 260-261) : « ... la spore se forme par un procédé semblable à celui des *Erythrotrichia.* L'article où elle se développe s'élargit et devient elliptique ; ensuite, une petite portion du contenu cellulaire se sépare latéralement sous la forme d'une lentille biconvexe ; son protoplasme devient plus granuleux, plus opaque, plus coloré, en même temps elle s'agrandit et finit par occuper une notable partie de la cavité de la cellule. A la maturité, elle s'échappe par une ouverture latérale et s'arrondit en sphère. Dès que la compression a cessé, la portion du protoplasme végétatif dans laquelle la spore était comme enchâssée, ne tarde pas à combler le vide laissé par la sortie de celle-ci. » Bornet a fourni, à l'appui de cette description, deux figures — les seules qu'on possédât jusqu'à présent — qui ont été reproduites dans les ouvrages classiques (Schmitz, 1897 - Hamel, 1924 - Fritsch, 1945 - Kylin, 1954...).

En possession d'un matériel abondant et abondamment fertile, j'ai pu observer à nouveau les différentes étapes du déroulement de ce phénomène et le compléter. En effet, comme je l'ai fait connaître par une récente note (1960), *cette formation de spore est consécutive à une fécondation ;* les spores ne sont donc pas des spores neutres ou monospores équivalentes de celles des *Erythrotrichia,* comme on le supposait jusqu'alors après Bornet, mais bien des *carpospores* formées

selon un processus inconnu jusqu'à ce jour chez les Rhodophycées.

Reprenant l'étude d'échantillons authentiques distribués jadis par Bornet, j'ai pu retrouver, de façon irréfutable, des organes mâles ; il est donc à peu près certain que le matériel examiné par Thuret et par Bornet présentait les caractères qui vont être maintenant exposés, l'existence d'une sexualité leur ayant échappé.

Le *Rhodochaete parvula* est monoïque ; il semble bien que toutes les cellules — sauf peut-être celles de l'extrême base — puissent devenir fertiles à un moment ou à un autre.

Les cellules qui évoluent dans le sens mâle deviennent des cellules-mères de spermatocystes. Par un processus analogue à celui qui donne naissance aux monosporocystes des *Erythrotrichia*, sur le côté et à la partie supérieure de la cellule-mère, se détache une petite cellule-fille qui devient ensuite un spermatocyste. Ce dernier fait bientôt saillie à la fois vers l'intérieur de la cellule-mère dont il est séparé par une cloison en verre de montre (fig. 5) et vers l'extérieur où il occasionne sur le filament une protubérance ; le sommet de celle-ci, en se gélifiant, permettra la sortie du contenu sous forme d'une *spermatie* (fig. 6). Après la libération de la spermatie, le contenu de la cellule-mère repousse la cloison qui la séparait du spermatocyste et prend la place de celui-ci (fig. 7).

Le spermatocyste jeune possède un contenu limpide dans lequel se voit un petit plaste rose ; lorsque le contenu est sur le point d'être libéré, au contraire, un assez grand nombre de grains d'amidon rendent l'observation plus difficile. La spermatie semble être constituée par la totalité du contenu du spermatocyste ; elle semble en outre être complètement dépourvue de membrane, au moins au moment de sa libération.

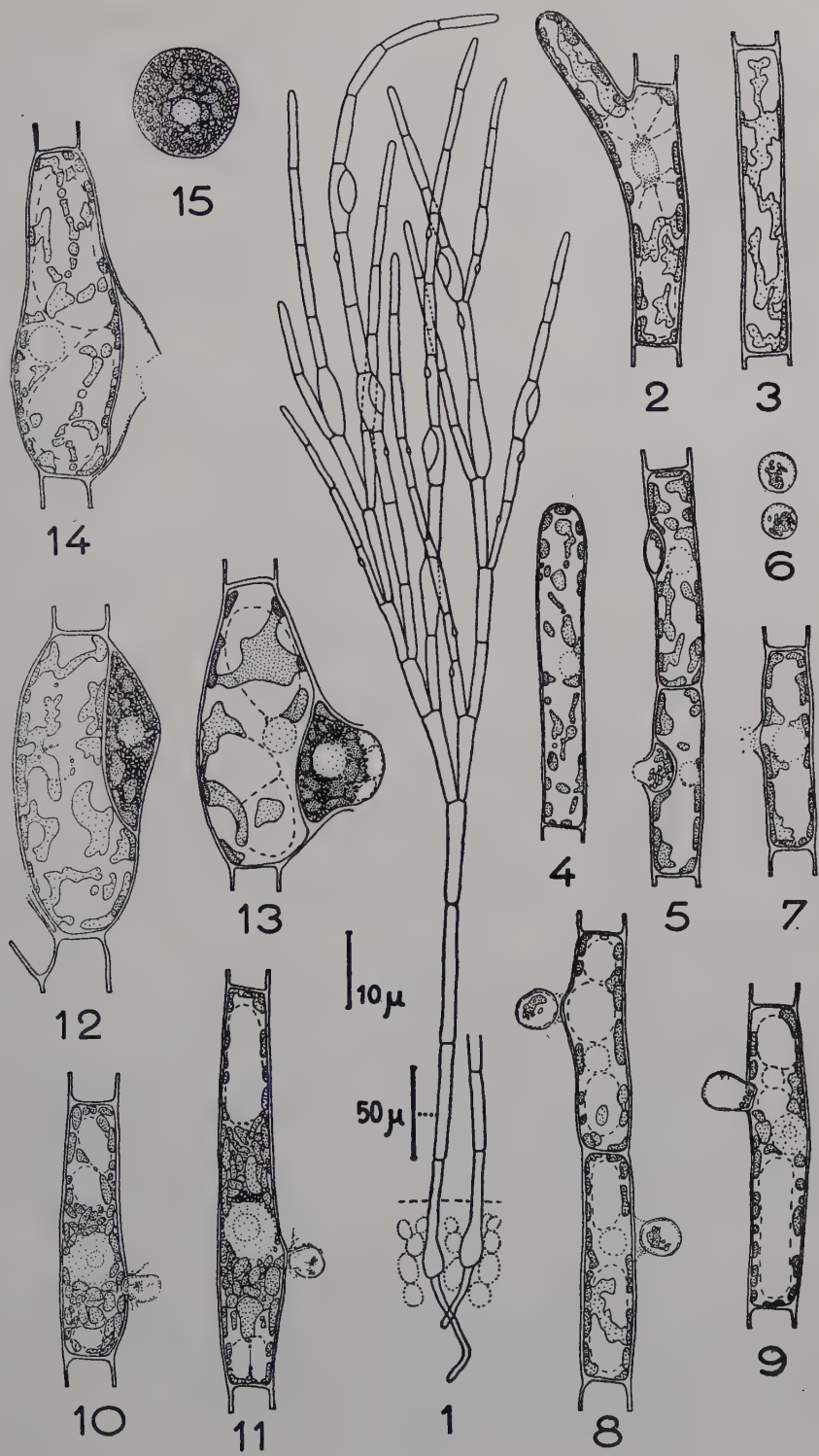
Il est possible que chaque cellule-mère puisse produire successivement plusieurs spermatocystes, mais je n'ai pu en déceler nulle part une preuve décisive.

Les *gamètes femelles* ou carpogones ont, avant la fécondation, l'allure tout à fait banale d'une cellule végétative, et absolument rien ne permet, à ce moment, de les distinguer. Leur taille, tant en longueur qu'en diamètre, est assez variable et conditionne en partie la taille de la carpospore mûre.

Fig. 1

1. Gamétophyte entier et fertile. - 2. Formation d'une ramification latérale ; le noyau est en mitose. - 3. Cellule végétative banale, ne contenant qu'un seul plaste en forme de bandelette découpée. - 4. Cellule apicale ; l'appareil plastidial est formé de nombreuses plaquettes indépendantes. - 5. Deux spermatocystes ; l'inférieur est en train de laisser sortir la spermatie qu'il contient. - 6. Deux spermaties libérées. - 7. Après le départ de la spermatie, la cellule-mère de spermatocyste en réoccupe la place. - 8. Deux cas de fixation d'une spermatie sur un carpogone. - 9. La fécondation vient de s'effectuer ; la spermatie est réduite à une enveloppe ne contenant plus que le plaste qui n'a pas été admis dans le carpogone. - 10 et 11. Deux exemples du zygote en cours d'accroissement ; noter l'enveloppe de la spermatie, plus ou moins envahie de bactéries, la hernie du zygote plus ou moins marquée et centrée sur le point de pénétration du gamète mâle, la multiplication intense du nombre des plastes. - 12. Zygote ayant subi la division et montrant le carposporocyste dans lequel mûrit la carpospore, et sa cellule-mère. - 13. Emission de la carpospore. - 14. Cellule-mère après l'émission. - 15. Carpospore libre.

Nota. — Toutes ces figures représentent du matériel vivant ; elles sont à l'échelle 10 μ, sauf la fig. 1.


15
14
2
3
6
4
5
7
13
12
10μ
50μ
10
11
1
8
9

La *fécondation* se fait par accolement d'une spermatie à la cellule femelle, par le moyen d'une goutte de gélin (fig. 8) ; puis, la spermatie s'entoure d'une membrane, tandis que la paroi de la cellule carpogoniale se soulève à sa rencontre, formant une sorte de bec de fécondation (fig. 8). Il ne s'agit pas là d'un pseudo-trichogyne, analogue à celui qui a été souvent décrit et figuré chez les *Porphyra* et qui existe avant la fécondation ; dans le cas présent, ce détail morphologique ne commence à apparaître qu'après le contact de la spermatie, et continue souvent d'ailleurs à s'amplifier après la fécondation (fig. 10 et 11) ; cette hernie peut s'expliquer par une diminution de la résistance à la turgescence de la part de la membrane cellulaire, consécutive à une gélification — au moins partielle — au niveau de la fixation de la spermatie.

Je n'ai pu observer directement les actes qui suivent immédiatement, mais il est possible de les reconstituer comme suit : la spermatie prend légèrement une forme de ventouse ; elle vient très étroitement au contact de la paroi du carpogone ; les parties membranaires se dissolvent et laissent passer la partie fécondante de la spermatie. Les stades correspondant à une fécondation tout récemment consommée que j'ai pu observer montrent en effet la membrane de la spermatie, en position, ne contenant plus qu'une très petite quantité de cytoplasme, dont le plaste, qui ne participe ainsi pas à l'acte (fig. 9). L'enveloppe de la spermatie reste très longtemps fixée au carpogone fécondé, s'affaisse plus ou moins et se déforme, tandis qu'à son intérieur, très rapidement, le plaste verdit et dégénère.

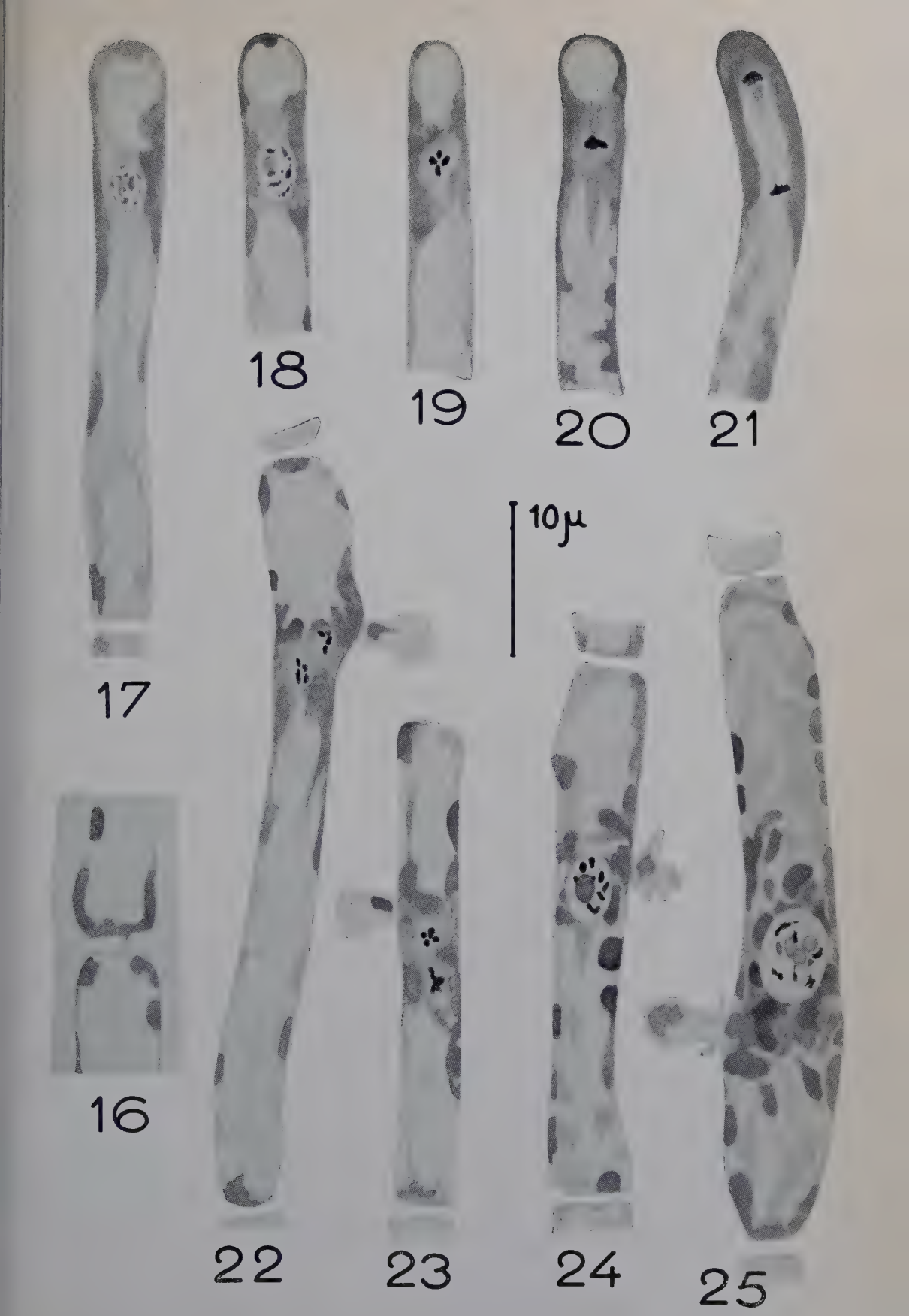
Le *développement de l'œuf* commence aussitôt. Après la fusion des noyaux des gamètes, que je n'ai pu observer *in vivo,* le noyau diploïde qui en résulte grossit beaucoup et devient très visible ; il contient alors un volumineux nucléole, seul élément qu'on puisse y distinguer (fig. 10). En même temps, la cellule-œuf s'enfle progressivement, tandis qu'à son intérieur l'appareil plastidial augmente d'une façon considérable ; bientôt, on voit apparaître des grains d'amidon très petits et d'une taille à peu près constante, et dont le nombre va croissant.

Lorsqu'une certaine taille est atteinte — d'ailleurs assez variable d'un exemple à l'autre — la cellule-œuf subit une division ; d'une façon très comparable à ce qui se passe chez les *Erythrotrichia* lors de la formation des monosporocystes, une cellule-fille s'individualise latéralement et se sépare de sa sœur par une cloison courbe en verre de montre (fig. 12). La majeure partie de l'appareil plastidial et de l'amidon passe dans la cellule latérale qui continue à accumuler des substances de réserve, de telle sorte que le contenu en devient très dense et difficile à déchiffrer. La cellule porteuse, au contraire, reprend

---

PLANCHE I

16. Ponctuation intercellulaire, visible après action de l'acide acétique dilué. - Fig. 17 à 21. Cellules apicales fixées et colorées par la méthode de Feulgen ; successivement : noyau au repos, prophase, prométaphase (montrant quatre chromosomes), métaphase, télophase jeune. - Fig. 22 à 25. Même technique. - 22 à 23. Fécondation du carpogone, peu avant la caryogamie : les noyaux gamétiques sont en présence. - 24. Jeune zygote ; le noyau montre distinctement huit chromosomes encore non déspiralisés. - 25. La déspiralisation chromonématique est commencée, le noyau et l'appareil nucléolaire grossissent, les plastes se multiplient.



F. Magne

PLANCHE I

F. Magne

PLANCHE II

l'aspect limpide et pauvre en amidon d'une cellule végétative ; mais, en même temps, elle continue à croître, exerçant une pression sur sa sœur. Bientôt, un pore s'ouvre sur le côté externe de la membrane qui contient la cellule latérale et le contenu en sort (fig. 13) lentement semble-t-il, constituant une *carpospore*. La cellule-mère occupe alors la place laissée libre (fig. 14).

Comme dans le cas des cellules-mères de spermatocystes, il est possible que l'organe puisse fonctionner de façon itérative, et que chaque zygote soit l'origine de plusieurs carpospores formées successivement. Rien cependant ne permet actuellement de l'affirmer.

Chaque carpospore (fig. 15), un moment déformée lors de son expulsion, ne tarde pas, en quelques minutes, à reprendre une forme arrondie plus ou moins sphérique. Bien que je n'aie pas fait de colorations appropriées, je pense que les carpospores sont pourvues d'une membrane mince ; en effet, d'une part, elles semblent incapables de mouvements amiboïdes ; d'autre part, elles sont entourées d'un halo brillant très mince mais suffisamment visible tangentiellement pour qu'il soit difficile de l'attribuer à un simple effet d'optique. Le contenu, bourré de plastes et d'amidon, est en général très dense.

Les circonstances ne m'ont pas permis de suivre la destinée de ces carpospores, ni même le début de leur germination ; au bout de 24 heures, elles sont encore quiescentes alors que les carpospores d'*Acrosymphyton*, avec qui elles voisinent et qui s'en distinguent parfaitement par leurs grains d'amidon d'une taille irrégulière et souvent énorme, ont déjà presque toutes commencé à germer.

ÉTUDE CARYOLOGIQUE

Du matériel, fixé sur place au fixateur de Westbrook (1935) et coloré par la méthode de Feulgen, a fourni de bonnes préparations. Malgré la très petite taille du noyau, j'ai pu faire les intéressantes observations suivantes :

La *division somatique* a pu être couramment observée dans les cellules apicales des filaments, qui semblent bien être les seules cellules responsables de l'accroissement en longueur de ceux-ci, comme il a été dit plus haut.

Le noyau au repos montre un petit nucléole et un nombre de très petits granules de chromatine pâle, compris entre dix et quinze (fig. 17). Ces granules sont d'une taille assez variable ; la petitesse des

---

PLANCHE II

Zygotes à différents stades d'évolution, fixés et colorés selon la méthode de Feulgen.

26 et 27. Deux stades de déspiralisation de l'appareil chromatique, accompagnant le grandissement du noyau et de la cellule. - 28, 29 et 30. Trois stades, de plus en plus avancés, de la prophase ; les granules de chromatine deviennent de plus en plus colorables, de moins en moins nombreux ; les grains d'amidon apparaissent dans le cytoplasme, et s'y multiplient. - 31. Prométaphase montrant huit chromosomes non appariés. - 32. Métaphase. - 33. Jeune télophase. - 34. La division est effectuée.

figures ne permet pas de percevoir distinctement s'ils sont réunis les uns aux autres par les filaments d'un réseau ; c'est cependant fort vraisemblable. En prophase, noyau et nucléole grossissent, et bientôt les nombreux petits granules font place à des éléments en nombre plus réduit allongés et irrégulièrement toruleux (fig. 18) qui semblent bien dériver des précédents par accolement de ces derniers les uns aux autres ; chaque élément se contracte de plus en plus et en prométaphase, alors que le nucléole a disparu, on ne distingue plus, sur les images favorables, que quatre chromosomes intensément colorés (fig. 19). Ces chromosomes se disposent en une plaque métaphasique située dans un plan perpendiculaire à l'axe de la cellule (fig. 20) ; il est vraisemblable qu'à ce stade existe un fuseau nucléaire, mais à l'aide de la technique employée, je n'ai pu le voir distinctement, ni voir non plus s'il était porteur de centrosomes à ses pôles. La suite de la division s'effectue de façon très banale.

Les divisions qui sont à l'origine de la formation des spermatocystes s'accomplissent d'une manière tout à fait comparable, mais l'axe de la mitose est alors perpendiculaire ou très fortement oblique par rapport à l'axe de la cellule. Avant que le contenu du spermatocyste soit libéré, son noyau revient à un état de repos, avec chromatine peu colorable. Mais, au moment de la *fécondation,* on le retrouve en prophase et, à plusieurs reprises, j'ai pu observer le stade suivant immédiatement la pénétration du noyau mâle dans la carpogone, montrant ce noyau, arborant quatre chromosomes, en progression vers le noyau femelle (fig. 22 et 23). Ce dernier apparaît à ce moment avec un contenu souvent difficilement déchiffrable (fig. 23), mais il est hors de doute que son évolution ultérieure — que je n'ai pu saisir — l'amène en prophase au moment de la caryogamie ; il a été en effet possible de voir à plusieurs reprises, dans des carpogones très fraîchement fécondés (ce qui est attesté par leur gracilité encore très marquée), un noyau de restitution contenant huit granules (fig. 24), ce qu'on peut interpréter comme étant le résultat d'une encore très récente fusion de deux noyaux contenant chacun quatre chromosomes parfaitement individualisés.

Ensuite, le noyau revient au repos. Les huit chromosomes se fragmentent en petits grains nombreux. Certaines images montrent même à ce moment une tendance à la constitution d'un réseau, par étirement de certains de ces grains et effilement de leurs extrémités (fig. 25, 26 et 27) ; c'est la raison qui a fait supposer, dans les lignes ci-dessus, qu'il pouvait exister dans le noyau somatique au repos un réseau normalement constitué bien que trop ténu pour être observable.

Cette phase de repos du noyau s'accompagne d'une augmentation de taille du noyau et de son nucléole. En même temps, la cellule-œuf grossit beaucoup elle aussi, tandis que son cytoplasme devient très actif, ce qui se traduit par une opacification du contenu cellulaire et une prolifération de l'appareil plastidial, et finalement par l'apparition de grains d'amidon dont le nombre ne va cesser d'augmenter. L'accroissement de taille du noyau, du nucléole et de la cellule qui caractérise le début de cette évolution, tout en étant nettement perceptible, ne constitue pas cependant un fil conducteur suffisamment sûr pour reconstituer celle-ci ; la taille des éléments est en effet commandée en grande partie par la taille des carpogones au départ,

taille elle-même très variable. C'est ainsi par exemple, qu'il subsiste une incertitude sur l'ordre adopté pour le classement des figures 26 et 27.

L'inactivité chromatique du noyau cesse dès l'apparition des premiers grains d'amidon dans le cytoplasme. Dès ce moment, on constate une tendance de plus en plus marquée à la reconstitution des chromosomes. Tout d'abord, les granules du réseau se colorent plus intensément (fig. 28 et 29), puis ils engendrent peu à peu, tout comme dans la prophase somatique, des filaments en nombre réduit, irréguliers et toruleux ou moniliformes, effilés souvent à leurs extrémités (fig. 30). A l'aboutissement de cette évolution, c'est-à-dire en prométaphase, alors que le nucléole et la membrane nucléaire ont disparu, on n'observe plus que huit masses chromatiques, rassemblées dans un très petit espace (fig. 31).

La métaphase (fig. 32) n'est guère instructive : comme en métaphase somatique, je n'ai pu observer distinctement ni fuseau ni centrosomes ; il en est de même de l'anaphase. La télophase (fig. 33) est suivie de l'apparition d'une cloison courbe qui sépare latéralement la cellule-fille destinée à évoluer en carpospore (fig. 34).

DISCUSSION

I. Le mode de développement du zygote, et ses conséquences.

Nous ne connaissions avec certitude jusqu'à ce jour, chez les Rhodophycées, que deux possibilités pour le zygote : soit se résoudre totalement en carpospores — c'est le cas des *Bangia* et des *Porphyra* — soit donner naissance, comme chez les Floridées, à un organe complexe se développant en parasite sur le gamétophyte femelle et qui est alors un carposporophyte (cas général) ou un tétrasporophyte (cas de certains *Gymnogongrus*, selon Schotter, 1960). Le mode de développement du zygote du *Rhodochaete* est assez particulier pour ne se laisser ranger dans aucune de ces deux catégories ; en outre, il a sur le cycle de reproduction de l'espèce et aussi, d'une manière plus générale, sur notre connaissance du cycle des Rhodophycées, des répercussions qu'il convient d'examiner des deux points de vue cytologique et morphologique.

a) *Le point de vue cytologique :*

En suivant attentivement les phénomènes nucléaires chez le *Rhodochaete*, nous avons assisté, dans le carpogone fécondé, à la fusion des deux noyaux gamétiques possédant chacun quatre chromosomes. Après cette fusion, et pendant la croissance du zygote, le noyau diploïde revient à un état de repos chromatique. Il n'en sort que pour se diviser, fournissant deux noyaux-fils dont l'un équipera la seule carpospore formée. Le fait que l'on constate, à la fin de la prophase de cette unique division, la présence de huit chromosomes non appariés et que, d'autre part, on ne puisse à aucun moment obser-

ver de figure cytologique correspondant à une méiose, montre avec évidence que cette division est seulement équationnelle, et que les noyaux-fils sont diploïdes.

Ainsi se trouve introduite, dans le cycle cytologique de l'espèce, une phase diploïde qui succède à la phase haploïde représentée par le gamétophyte : le cycle cytologique du *Rhodochaete* est haplo-diplophasique, pour employer la terminologie de Feldmann (1952) (1).

A la suite de Kylin, on a admis que le cycle des Bangioidées — et principalement des Bangiales — s'effectuait tout entier en haplophase, la méiose devant s'accomplir dès la première division du zygote. Les résultats publiés par Dangeard (1927), bien que n'apportant pas de preuve décisive, ont accrédité cette conception.

Au contraire, j'ai montré, il y a quelques années (1952), par des dénombrements chromosomiques — et donc d'une façon difficilement réfutable — que chez *Porphyra linearis* la méiose n'avait pas lieu lors de la formation des carpospores, que celles-ci étaient diploïdes, et qu'ainsi le cycle de l'espèce était haplo-diplophasique.

Le même cas se rencontrant chez le *Rhodochaete,* on serait fort tenté de généraliser et de considérer que le cycle diplo-haplophasique doit être de règle chez les Bangioidées pourvues d'une sexualité. Mais la réalité n'est pas présentement aussi simple. En effet, des recherches effectuées sur le même sujet n'ont pas confirmé ma note de 1952. C'est ainsi que Tseng et Chang (1955) pensent avoir observé la méiose lors de la première segmentation du zygote chez *Porphyra tenera,* et que Krishnamurthy (1959) a rencontré chez *Porphyra umbilicalis* var. *laciniata* des carpospores (?) haploïdes ; et si le travail de Krishnamurthy, quoique remarquable à bien des égards, ne peut être retenu car vicié à la base par le fait que l'auteur n'a pu disposer d'un matériel à cycle sexuel normal, on ne peut repousser aussi facilement la contribution de Tseng et Chang dont les figures montrent nettement, chez le *Porphyra tenera* où la fécondation est démontrée, l'existence d'un synapsis au cours de la division du zygote et la présence d'un nombre haploïde (5) de chromosomes au cours des divisions suivantes conduisant aux carpospores, toutes preuves de l'existence d'une méiose lors de la première division du zygote.

Il faut donc admettre, dans l'état actuel de nos connaissances, que le cycle cytologique des Bangioidées est variable au sein du groupe, et même au sein du seul genre *Porphyra.* Ce résultat demande à être confirmé, précisé et étendu, ce qui ne peut se faire que par de nouvelles recherches cytologiques ardemment souhaitées.

b) *Le point de vue morphologique :*

Après fécondation de la cellule carpogoniale, le zygote demeure inclus dans la plante-mère (le gamétophyte) et y subit une seule division aboutissant à la production d'une petite cellule latérale — un

(1) Cette terminologie est employée ici, bien qu'elle ait été critiquée par Drew (1955, p. 350). Comme on peu le constater à la lecture des récentes publications de Chadefaud (1952), Feldmann (1952), Drew (1955) sur ce sujet, le vocabulaire utilisé pour la description des cycles des Algues est variable d'un auteur à l'autre, ce qui est générateur de difficultés inutiles et de confusions ; il est très souhaitable qu'une normalisation intervienne dans ce domaine, à l'occasion d'un Congrès ou d'un Symposium par exemple.

carposporocyste — dont le contenu évolue en une unique *carpospore*, tandis que la cellule-mère reste fixée au gamétophyte.

L'ensemble de la cellule-mère et du carposporocyste est un *carposporophyte*, extrêmement réduit, mais qui peut dans une certaine mesure être rapproché de celui, très compliqué, des Floridées. Comme ce dernier, en effet, il dérive d'un développement *in situ* du zygote et, comme ce dernier, il présente une partie non convertible en carpospores. Mais l'analogie s'arrête là, et le parasitisme du carposporophyte sur le gamétophyte, si évident chez les Floridées, ne semble pas exister ici ; au contraire, le carposporophyte du *Rhodochaete* poursuit son développement avec une remarquable indépendance vis-à-vis du gamétophyte qui n'intervient que comme support.

Ce *carposporophyte* produit une carpospore diploïde. La destinée de celle-ci est actuellement inconnue, et on en est réduit aux hypothèses à ce sujet. Toutefois, en tenant compte de la nécessité absolue d'une réduction chromatique dans le cycle cytologique, qui ne peut être bouclé qu'après retour à l'état haploïde, deux solutions seulement semblent possibles. Selon l'une, la méiose a lieu lors de la germination de la carpospore et ainsi celle-ci est à l'origine d'une génération haploïde, qui peut être le cas échéant le gamétophyte lui-même. Selon l'autre solution, la carpospore diploïde germe directement en une génération diploïde porteuse d'organes dans lesquels la méiose peut s'effectuer, et qui n'est autre qu'un *tétrasporophyte*. Quand on sait que ce dernier cas est celui de la grande majorité des Rhodophycées, que le précédent au contraire y est jusqu'à présent inconnu, il devient raisonnable de croire en la seconde hypothèse. Ainsi, le *Rhodochaete* serait trigénétique, selon la terminologie de J. Feldmann toujours.

Il faut donc dès maintenant rechercher ce tétrasporophyte. Peut-être est-il morphologiquement semblable au gamétophyte ; peut-être en est-il différent, et peut-être alors est-il déjà connu sous un autre nom sans qu'on en soupçonne encore la véritable nature, comme ce fut le cas pour le *Falkenbergia rufolanosa* et l'*Hymenoclonium serpens*, avant les remarquables travaux de J. et G. Feldmann (1942).

2. La position systématique du genre *Rhodochaete*.

La position systématique du genre *Rhodochaete* est demeurée très indécise, par suite de l'ignorance où l'on se trouvait jusqu'à présent de sa reproduction sexuée et aussi du fait de la prétendue présence chez cette espèce de ponctuations intercellulaires (Schmitz, 1897). Et si ce genre a malgré tout été rangé parmi les Bangioidées, cela ne s'est pas toujours fait sans réserve de la part des auteurs (Hamel, 1924 - Fritsch, 1945 - Kylin, 1954).

On peut maintenant affirmer davantage cette position. Le genre *Rhodochaete* est bien une Bangioidée, par son carpogone sans trichogyne et rigoureusement indifférencié, et par le mode de formation du spermatocyste et de la carpospore, qui met en œuvre des cloisons courbes qui, si on excepte le cas des cellules secrétrices, sont connues seulement chez les Bangioidées. Le caractère floridéen du carposporophyte souligné plus haut ne semble pas un argument de poids en face des précédents. Il en est de même de la présence des ponctua-

tions intercellulaires observées pour la première fois par Schmitz. On a vu en effet que ces dernières ne peuvent être que difficilement comparées aux ponctuations des Floridées, dont elles ne possèdent pas les boutons caractéristiques. Même seraient-elles comparables, qu'il ne faudrait pas attacher à ce caractère une importance systématique trop grande, comme on l'a fait jusqu'à présent ; telle est du moins l'opinion de Fan (1960) qui discute cette question à l'occasion de la découverte de structures identiques chez *Compsopogon*.

Mais, au sein des Bangioidées, où placer ce genre ? La présence de cloisons courbes à la fois l'éloigne des *Bangia* et *Porphyra* et le rapproche des *Erythrotrichia*. Ce dernier rapprochement n'est cependant pas satisfaisant, comme l'avait déjà fait remarquer Bornet (1892) ; la cytologie est en effet très différente, les *Erythrotrichia* possédant un plaste central étoilé à pyrénoïde focal et le *Rhodochaete*, des plastes pariétaux, en principe multiples et toujours dépourvus de pyrénoïde. Aussi, certains auteurs n'ont-ils pas hésité à créer, soit une famille, celle des Rhodochaetaceae (Schmitz, 1897), soit même un ordre, celui des Rhodochaetales (Skuja, 1939). Les observations relatées dans le présent mémoire ne viennent que confirmer ces conceptions systématiques, et on peut conserver cette famille et cet ordre pour le genre *Rhodochaete*.

Il n'est toutefois pas sûr qu'on ne doive pas, un jour, réunir l'ordre des Rhodochaetales à celui, voisin, des Compsopogonales, qui a été créé (Skuja, 1939) pour le seul genre *Compsopogon*. On est très tenté, en effet, de rapprocher *Compsopogon* de *Rhodochaete*. D'une part, la structure cellulaire est semblable et d'autre part les organes reproducteurs du premier de ces genres, décrits par Thaxter (1900) et revus par Bruhl et Biswas (1923) ressemblent étrangement à ceux du second, les microaplanospores évoquant les spermaties et les macroaplanospores les carpospores du *Rhodochaete*. Certes, la fécondation n'a pas été observée chez *Compsopogon ;* mais ne peut-on penser que ce phénomène a pu échapper aux observateurs, comme chez *Rhodochaete* il a échappé à Thuret et à Bornet, ou bien que la sexualité serait en régression, les spermaties étant non fonctionnelles et la formation des carpospores apogamique ?

Un autre rapprochement semble à faire également, bien que beaucoup plus hypothétique. Il s'agit du genre *Kyliniella* qui, rangé jusqu'à présent dans l'ordre des Goniotrichales, pourra peut-être un jour être réuni aux deux précédents. La cytologie est en effet identique. Les organes reproducteurs, observés et figurés par Flint (1953), montrent des caractères semblables à ceux du *Rhodochaete :* le carpogone est indifférencié, et les spermatocystes se forment latéralement par intervention d'une cloison courbe. En réalité, cette dernière affirmation ne peut être obtenue qu'en donnant des dessins de Flint une interprétation différente de celle de l'auteur ; or, quiconque a un peu d'expérience des Bangioidées ne pourra que reconnaître des cellules mortes dans ce que Flint croit être des cellules génératrices de spermaties (ses figures 8, 9, 13 et 14), tandis qu'en comparant ses figures 15 et 17, compte tenu des grossissements différents, on arrive à cette conclusion que ses « monospores » (fig. 17) sont en réalité des spermatocystes. Peut-être aussi sa figure 16, censée représenter une monospore, est-elle en réalité l'image d'une carpospore, se formant alors

comme celle de *Rhodochaete*. Peut-être, enfin, les filaments à tétraspores (fig. 7) trouvés par Flint à côté des gamétophytes — malheureusement sans lien génétique démontré avec ces derniers — représentent-ils les tétrasporophytes du *Kyliniella* ; ce serait un appui indirect, mais considérable, à la thèse exposée plus haut de l'existence probable d'un tétrasporophyte chez le *Rhodochaete*.

Abstract

In *Rhodochaete parvula* Thuret (Rhodophyceae, Bangioideae), the author describes the sexual organs still unknown, the fecondation, the development of the zygote that produces the formation of a single carpospore. The caryological study proves that the meiosis does not occur before the formation of the carpospore and that it is diploid; theorical consequences of this result are examined.

The knowledge of the sexual reproduction of *Rhodochaete* allows to precise the systematic position, still doubtful, of this alga, and to try, by analogy, an interpretation of the reproductory organs of *Compsopogon* and *Kyliniella*.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

BORNET, E., 1892. — Les Algues de P.K.A. Schousboe. *Mém. Soc. Sc. Nat. Cherbourg*, 28, *pp.* 165-376.

BRUHL, P., et BISWAS, K., 1923. — Commentationes algologicae, III: on a species of *Compsopogon* growing in Bengal. *Journ. dept. Sci., Calcutta*, 5, *pp.* 1-6.

CHADEFAUD, M., 1952. — Sur le cycle sexuel des organismes eucaryotes et son évolution. *Rev. Sci.*, 90, *pp.* 49-57.

DANGEARD, P., 1927. — Recherches sur les *Bangia* et les *Porphyra*. *Botaniste*, 18, *pp.* 183-244.

DREW, K.M., 1955. — Life histories in the Algae. *Biol. Reviews*, 30 (4), *pp.* 343-387.

FAN, K.C., 1960. — On pit-connections in Bangiophycidae. *Nova Hedwigia*, 1, *pp.* 305-307.

FELDMANN, J., 1952. — Les cycles de reproduction des algues et leurs rapports avec la phylogénie. *Rev. Cyt.*, 13, *pp.* 1-49.

FELDMANN, J. et G., 1942. — Recherches sur les Bonnemaisoniacées et leur alternance de générations. *Ann. Sci. Nat., Bot.*, 11 (3), *pp.* 75-175.

FLINT, L.H., 1953. — *Kyliniella* in America. *Phytomorphology*, 3, *pp.* 76-80.

FRITSCH, F.E., 1945. — The structure and reproduction of the Algae, vol. II, Cambridge U.P.

HAMEL, G., 1924. — Floridées de France. *Rev. alg.*, 1, *pp.* 427-457.

KRISHNAMURTHY, V., 1959. Cytological investigations on *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz var. *laciniata* (Lightf.) J. Ag. *Ann. Bot.*, 23, *pp.* 147-176.

KYLIN, H., 1954. — Die Gattungen der Rhodophyceen. Gleerups, ed. Lund.

MAGNE, F., 1952. — La structure du noyau et le cycle nucléaire chez le *Porphyra linearis* Gréville. *C.R. Ac. Sc.*, 234, *pp.* 986-988.

MAGNE, F., 1960. — Sur l'existence d'une reproduction sexuée chez le *Rhodochaete parvula* Thuret. *C.R. Ac. Sc.*, 251, *pp.* 1554-1555.

SCHMITZ, F., 1897. — Rhodochaetaceae, in Engler and Prantl, Pflanzenfamilien, Algae, *p.* 317.

SCHOTTER, G., 1960. — Sur la reproduction du *Gymnogongrus norvegicus* (Gunner) J. Agardh dans la Manche et les cycles reproducteurs des Phyllophoracées (Algues rouges). *C.R. Ac. Sc.*, 251, *pp.* 1647-1649.

SKUJA, H., 1939. — Versuch einer systematischen Einteilung der Bangioideen oder Protoflorideen. *Ac. Hort. Bot. Univ. Lat.*, 11/12, *pp.* 23-40.

THAXTER, R., 1900. — Note on the structure and reproduction of *Compsopogon*. *Bot. Gaz.*, 29, *pp.* 259-266.

TSENG, C.K., et CHANG, T.J., 1955. — Studies on *Porphyra*. III. Sexual reproduction of *Porphyra*. *Acta Botanica Sinica*, 4, *pp.* 153-166 (résumé anglais *pp.* 165-166).

WESTBROOK, M.A., 1935. — Observations on nuclear structure in the Florideae. *Beih. Bot. Centralbl.*, 53, *pp.* 564-585.

RECHERCHES SUR LA SEXUALITÉ D'*ECHINASTER SEPOSITUS* (ÉCHINODERME, ASTÉRIDE)

ÉTUDE DES GLANDES GÉNITALES CHEZ LES ANIMAUX DES CÔTES DE LIVOURNE

par

Giuseppe Cognetti

Istituto di Zoologia e Anatomia Comparata, Università di Modena

et

Robert Delavault

Laboratoire de Biologie Animale, S.P.C.N., Université de Paris, Centre d'Orsay

Résumé

L'étude histologique et l'analyse des aspects saisonniers des gonades chez l'Étoile de mer *Echinaster sepositus* permettent de se faire une idée du fonctionnement de ces organes. Les ovaires sont capables de fournir des ovocytes toute l'année ; certains d'entre eux sont pondus, en été ou en automne, les autres sont détruits par phagocytose. Les testicules ont un cycle saisonnier.

Echinaster sepositus est une espèce gonochorique où, à Livourne comme à Naples, apparaissent des hermaphrodites, ceux-ci pouvant être des mâles hermaphrodites ou des femelles hermaphrodites ; à Livourne, ils atteignent une proportion d'environ 5 %. Cette espèce présente un gonochorisme labile permettant de la placer, dans un « gradient » des types sexuels, entre les Echinodermes où l'hermaphrodisme domine et ceux où les hermaphrodites n'apparaissent qu'accidentellement.

INTRODUCTION

But du travail

Deux notes préliminaires (Delavault et Cognetti, 1957, 1958) ont fait état de quelques observations relatives à la sexualité de l'Astéride *Echinaster sepositus* vivant en Méditerranée. L'une d'elles en particulier (1957) a montré que, dans cette espèce, considérée comme gonochorique depuis les études de Field (1895), il existe aussi des individus hermaphrodites.

Nous présentons désormais l'ensemble des résultats que nous avons obtenus en étudiant des animaux vivant sur les côtes de Livourne où nos recherches ont été poursuivies grâce à la faculté que nous avons eue de travailler à la Station biologique de cette ville (1).

---

(1) Nous remercions chaleureusement M. le Professeur Razzauti, Directeur de la Station, qui nous a toujours reçus avec beaucoup de cordialité, mettant à notre disposition tout le matériel nécessaire à nos recherches.

Par ailleurs, l'un de nous (Delavault, 1960) a étudié, aux différentes saisons de l'année, l'état des gonades d'*Echinaster sepositus* vivant dans le golfe de Naples.

Nous étions donc en mesure d'établir une comparaison des observations faites dans ces deux localités et c'est dans ce travail que nous l'avons incorporée.

Méthodes et techniques de recherche

Nous avons utilisé deux méthodes d'investigation. La première consiste à prélever purement et simplement une des gonades chez un grand nombre d'individus. Comme toutes les glandes, chez un même animal, sont au même degré de maturité (Delavault, 1960), l'examen de l'une d'entre elles suffit. La seconde méthode permet de suivre l'évolution des gonades dans une série d'individus élevés en aquarium. On procède de la manière suivante : chez un certain nombre d'animaux, après avoir coupé un bras à sa base, les gonades qu'il contient sont fixées et incluses. Les animaux opérés sont remis dans le bac d'élevage. Au bout d'un certain temps, on sectionne un autre bras et on prélève de nouvelles gonades. Les blessures cicatrisent en général rapidement et les bras régénèrent. En raison de la survie de la plupart des animaux, on peut renouveler plusieurs fois l'opération.

Les gonades sont habituellement fixées dans le mélange de Helly, incluses dans la paraffine, débitées en coupes, puis colorées à l'Hématoxyline de Heidenhain.

Nous avons prélevé des glandes en avril et septembre 1958. La seconde méthode nous a permis de suivre l'évolution des gonades pendant six mois.

Plan

Dans une première partie, nous étudierons les ovaires et les testicules après avoir dit quelques mots sur la répartition des sexes. Nous ferons l'examen histologique de ces glandes, nous analyserons leurs états successifs, puis nous discuterons du fonctionnement de ces organes.

Nous étudierons les gonades hermaphrodites dans une seconde partie.

Une conclusion générale nous a paru nécessaire pour discuter de la signification des hermaphrodites chez les Astérides et, plus généralement, de la sexualité des Echinodermes.

I. — LES GONADES GONOCHORIQUES

A. - Répartition des sexes

Le nombre des individus examinés et la répartition des sexes sont fournis par le tableau suivant :

	PRINTEMPS	AUTOMNE
Femelles	10	36
Mâles	34	57
TOTAL ...	44	93

Notons au passage que les pêches ont toujours procuré davantage de mâles que de femelles, aussi bien au printemps qu'en automne. Sur ce point, nous ne pouvons fournir aucune explication.

Il n'est pas inutile d'exprimer la répartition des tailles dans chacun des sexes. C'est pourquoi nous avons dressé les graphiques de la figure 1.

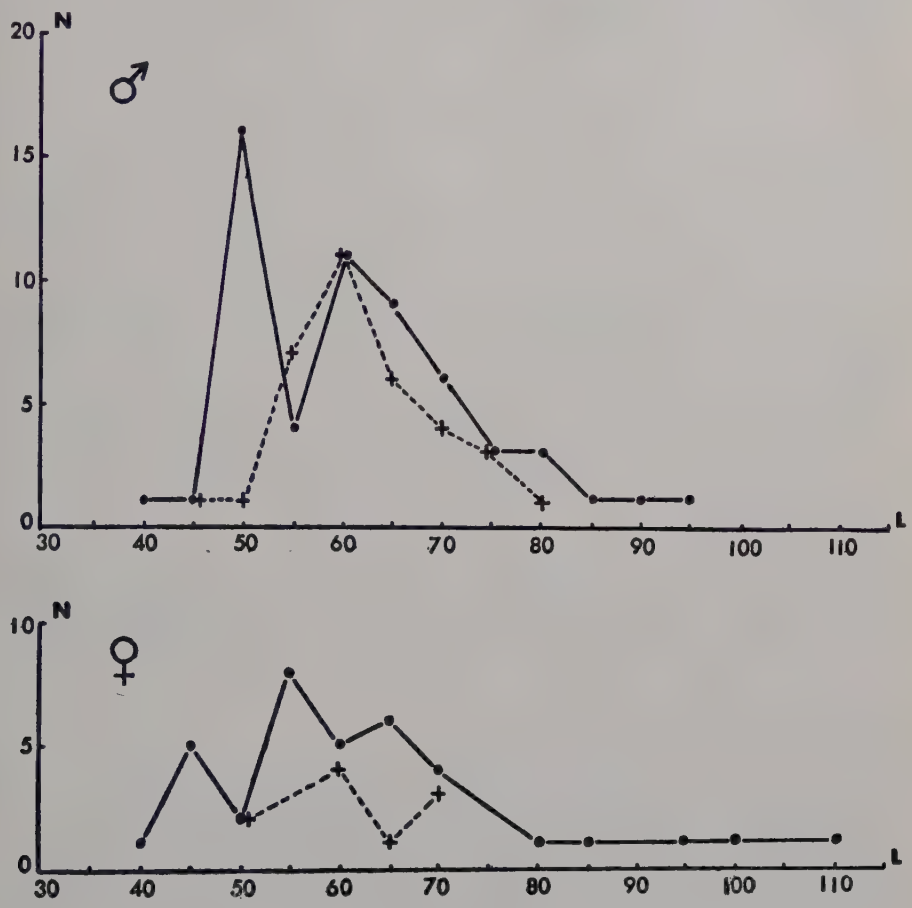


FIG. 1
Répartition des tailles dans chacun des sexes

L : **longueur moyenne des bras, exprimée en mm.**
N : nombre des individus dans chacune des tailles.
croix : dénombrements effectués en avril.
points : dénombrements effectués en septembre.

Les tailles ont été estimées en mesurant les bras de leur extrémité au centre du disque ; chacune des tailles représente une valeur moyenne calculée sur les cinq bras. Si manifestement un ou plusieurs d'entre eux sont en régénération, il n'en est pas tenu compte dans le calcul de la moyenne.

On voit que chez les femelles, en avril, la taille la plus fréquente des bras correspond à 60 mm environ ; en septembre, on a récolté

davantage d'individus dont les bras n'atteignent que 55 mm. En ce qui concerne les mâles, le mode le plus fréquent est, en avril, situé aux alentours de 60 mm. En septembre, par contre, on rencontre davantage de mâles nettement plus petits puisque beaucoup d'entre eux ont des bras qui ne mesurent que 50 mm.

Nous retiendrons que, dans les deux sexes, les individus que nous avons le plus fréquemment rencontrés dans nos récoltes ont des bras qui mesurent de 50 à 65 mm.

B. - Description des gonades

1) *Les ovaires :*

L'examen des coupes permet de distinguer *grosso modo* deux types d'ovaires.

Dans l'un (Type I), on observe surtout d'énormes ovocytes (Pl. I, 1) ; dans l'autre (Type II), on retrouve des ovocytes analogues, mais on y voit aussi de nombreux petits ovocytes en cours de croissance (Pl. I, 2).

Les gros ovocytes bourrés de vitellus sont âgés. Les ovocytes de petite taille proviennent d'une poussée ovogénétique plus récente.

Nous avons retrouvé le tissu vésiculeux phagocytaire dont Caullery et Siedlecki (1903) ont montré, les premiers, le rôle chez certains Echinodermes et que nous avons déjà décrit chez *Echinaster sepositus* (Delavault et Cognetti, 1958 ; Delavault, 1960) ; ce tissu peut être réduit à de simples bourrelets pariétaux, ou être, au contraire, hyperdéveloppé. Dans cette éventualité, il ne remplit cependant jamais complètement les acini ovariens où l'on observe toujours au moins quelques ovocytes.

2) *Les testicules :*

Le degré de maturité des testicules se reconnaît facilement.

Ainsi, quand la spermatogenèse s'accomplit (Pl. II, 6), les glandes présentent de nombreuses « colonnettes spermatiques », serrées les unes contre les autres, chacune portant les spermatocytes en méiose. Au sommet de ces formations, s'effectue la spermiogenèse et les spermatozoïdes vont s'accumuler dans la lumière des acini testiculaires. Les parois de ces acini sont minces.

Quand les testicules sont mûrs les colonnettes ont disparu, le tissu germinal est réduit à de simples vestiges (Pl. II, 8) et les spermatozoïdes remplissent complètement les acini. Les parois sont toujours minces.

Enfin, les testicules ayant expulsé leurs sperme (Pl. II, 9) présentent deux caractères essentiels. On y observe d'une part des spermatozoïdes résiduels plus ou moins nombreux (*sp.r.*), et, d'autre part, on voit que les parois se sont considérablement épaissies par suite de la rétraction des lames conjonctives qu'elles contiennent. Les spermatozoïdes non évacués seront détruits par un tissu phagocytaire déjà décrit par l'un de nous (Delavault, 1960) ; on voit les premières poussées de ce tissu sur la photo (*p*).

C. - Evolution génitale

1) *Etat des ovaires au cours de l'année.*

Nous étudierons d'abord comment se présentent les ovaires chez des animaux sacrifiés en avril et en septembre. Nous suivrons ensuite l'évolution des glandes chez les femelles élevées en aquarium.

En avril, nous avons examiné dix femelles. Six possèdent des ovaires du premier type et quatre des ovaires du second.

En septembre, nos observations ont porté sur trente-six femelles ; quinze sont pourvues du premier type d'ovaire, dix-sept du second ; quatre femelles possèdent des ovaires où les ovocytes sont tous de petite taille et représentent la première poussée sexuelle. Ces femelles sont parmi les plus petites que nous avons trouvées.

Aussi bien en avril qu'en septembre tous les ovaires contiennent du tissu phagocytaire plus ou moins développé.

Si l'on répartit désormais les femelles compte tenu du type d'ovaires qu'elles portent, on peut estimer les proportions des deux types de glandes. Elles sont indiquées dans le tableau suivant :

	AVRIL	SEPTEMBRE
Type I	6	15
Proportion	0,60	0,42
Type II	4	17
Proportion	0,40	0,47

Nous retiendrons ces deux constatations :

Les ovaires contiennent de gros ovocytes, communs aux types I et II, aussi bien au printemps qu'en automne. Les ovaires du second type représentent, pendant ces mêmes saisons, la moitié environ des lots examinés.

En élevage, nous avons suivi l'évolution des ovaires chez trois femelles, entre les mois de février et juillet 1958. Chacune d'elles a été opérée trois fois, en février, avril et juillet. Les photographies 3, 4 et 5 de la Planche I donnent les aspects des ovaires chez une même femelle à ces différents mois. Les ovaires des autres animaux ont subi une évolution sensiblement identique.

En février (Pl. I, 3), on observe de gros ovocytes en cours de vitellogenèse et de petits ovocytes le plus souvent placés contre les parois ovariennes. Celles-ci sont minces et portent, vers l'intérieur des acini, quelques bourrelets de tissu phagocytaire contenant des granulations éparses teintées en noir par l'hématoxyline (*b* sur la photo).

En avril (Pl. I, 4), l'aspect des ovaires a peu changé. On retrouve à la fois de gros et de petits ovocytes. Les parois sont toujours aussi minces. La seule différence vraiment nette résulte de la présence d'abondantes granulations noires, bourrant littéralement le tissu phagocytaire (*g* sur la photo).

En juillet (Pl. I, 5), les ovaires contiennent quelques rares gros ovocytes et quelques petits ovocytes peu nombreux eux aussi. Les parois sont encore très minces mais, désormais, on observe de très importantes poussées de tissu phagocytaire (*ts*) présentant la structure vésiculeuse que nous avons déjà décrite (Delavault et Cognetti, 1958). On y retrouve des granulations colorées en noir, plus ou moins dispersées à l'intérieur.

En résumé, de février au mois d'avril au moins, les ovaires contiennent à la fois des ovocytes en cours de croissance et des ovocytes en voie de maturation. En juillet, l'aspect des ovaires montre qu'ils ont certainement expulsé la plupart des ovocytes mûrs, mais ils sont encore susceptibles de contenir de jeunes ovocytes.

2) *Aspects saisonniers des testicules.*

Les descriptions qui ont précédé montrent qu'on peut distinguer, sans aucune équivoque, les mâles mûrs. Aussi, peut-on donner avec précision la répartition suivante :

	AVRIL	SEPTEMBRE
Mâles mûrs	6	55
Proportion	0,18	0,96
Mâles immatures	28	2
Proportion	0,82	0,04

Ce tableau fait apparaître une proportion déjà sensible de mâles mûrs en avril et montre qu'en septembre tous les animaux, ou presque, ont achevé leur spermatogenèse.

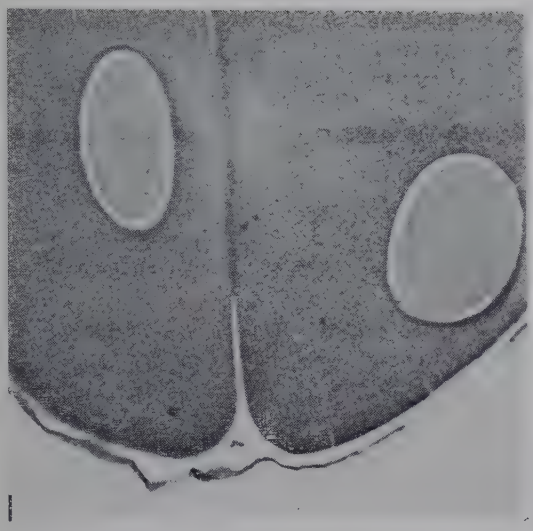
PLANCHE I

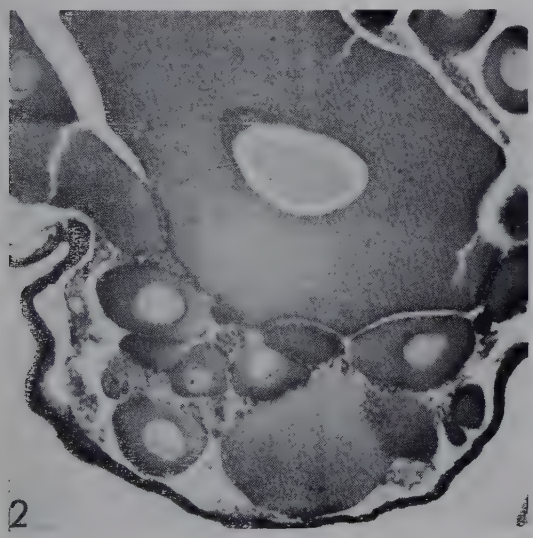
1 : Portion d'un ovaire du « premier type ».
On voit deux énormes ovocytes bourrés de vitellus.

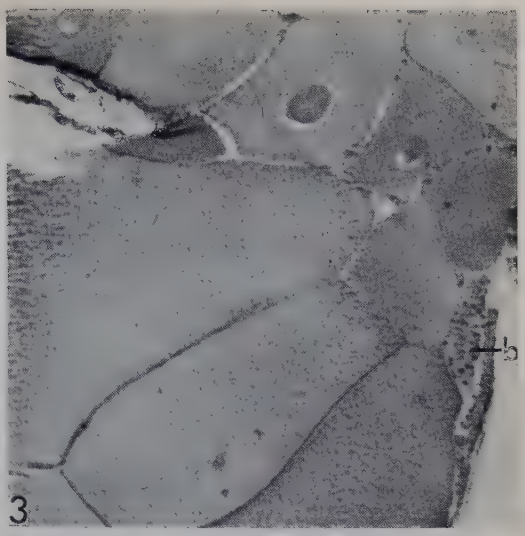
2 : Ovaire du « second type ».
En plus d'un très gros ovocyte, on aperçoit de nombreux petits ovocytes en cours de croissance.

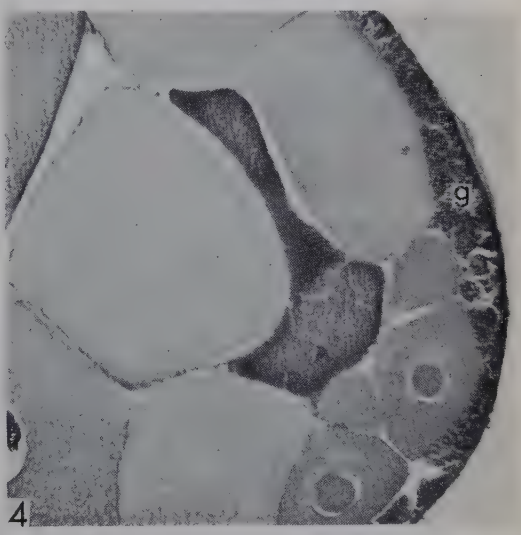
3, 4 et 5 : Coupes d'ovaires d'un même animal élevé en aquarium.
3 : Ovaire prélevé au mois de février (*b :* bourrelet de tissu phagocytaire).
4 : Ovaire enlevé en avril (*g :* granulations contenues dans le tissu phagocytaire).
5 : Ovaire prélevé au mois de juillet (*ts :* poussées abondantes de tissu phagocytaire).

(L'échelle indiquée est la même pour chacune des photographies.)



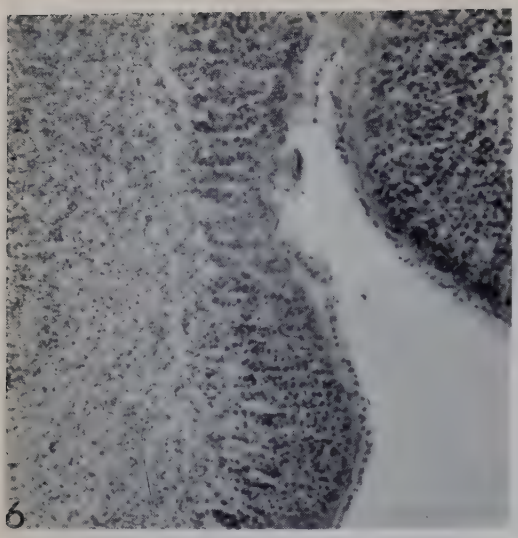


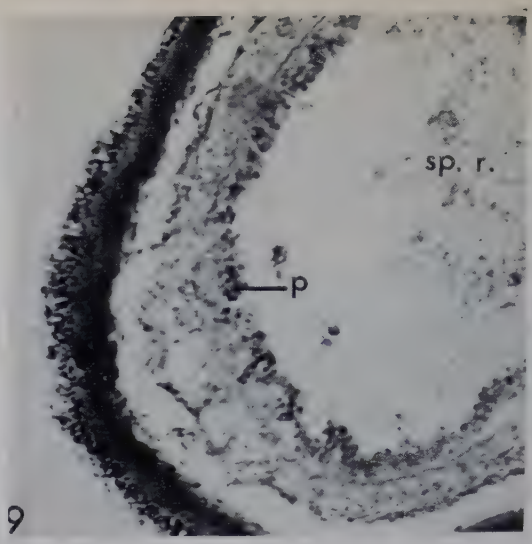


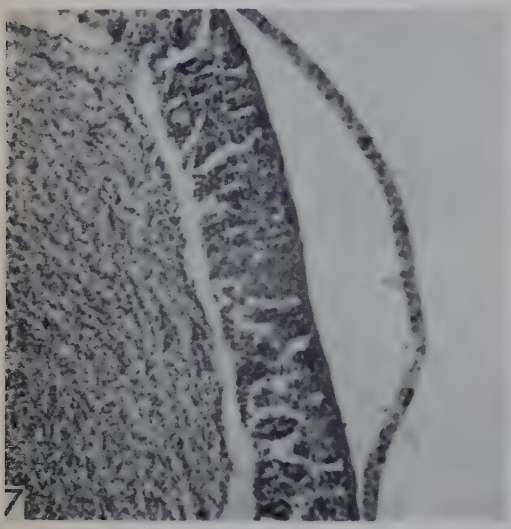


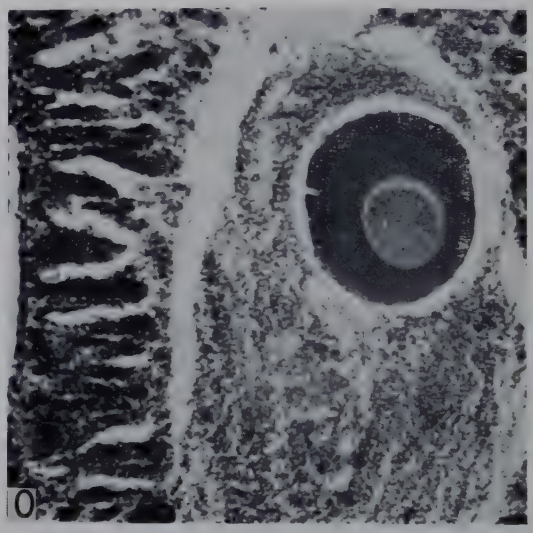
500 μ

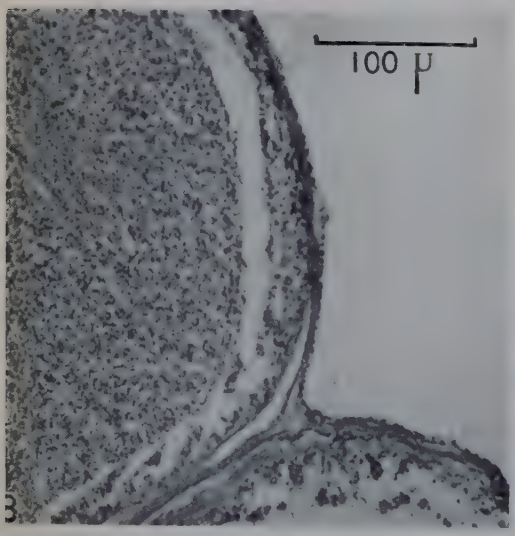
G. Cognetti et R. Delavault PLANCHE I

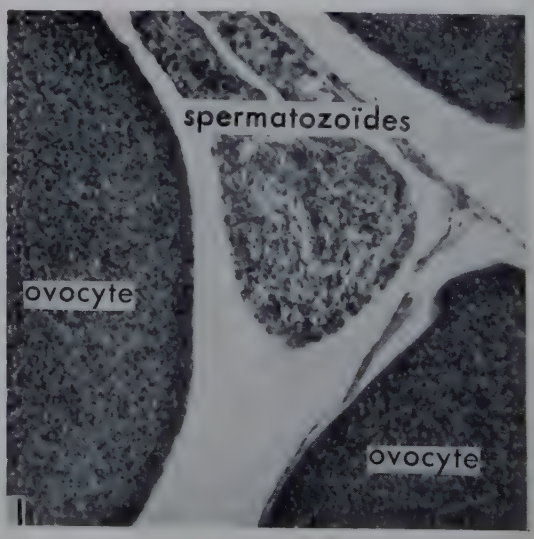












G. Cognetti et R. Delavault PLANCHE II

Par ailleurs, nous avons suivi l'évolution des testicules chez quatres mâles conservés en aquarium. Des gonades ont été prélevées chez chacun d'eux, en février, avril et juillet 1958.

Les photographies 6, 7 et 8 de la Planche II montrent les états des testicules chez le même animal pendant ces mois successifs. Chez les autres mâles, les gonades avaient des aspects tout à fait comparables.

Ces photos montrent que la spermatogenèse, déjà bien établie en février (Pl. II, 6), se poursuit en avril (Pl. II, 7) et s'achève en juillet (Pl. II, 8).

Par ailleurs, un mâle encore vivant en septembre 1958, a été opéré une quatrième fois et la gonade prélevée présente un aspect identique à celui que donne la photo 9 de la planche II. Ce mâle avait donc expulsé son sperme au début de l'automne.

D. - Conclusion

L'étude histologique des gonades chez les animaux gonochoriques fournit des informations sur l'état dans lequel se trouvent ces organes à des époques déterminées. On peut dès lors utiliser ces informations pour essayer de comprendre le fonctionnement des ovaires et des testicules.

A propos des ovaires, nous savons qu'ils contiennent tous, tant au printemps qu'en automne, de gros ovocytes qu'on peut considérer comme étant en voie de maturation. On peut affirmer que certains de ces ovocytes ne mûriront pas ; en effet, le tissu phagocytaire est constamment présent. Mais il est difficile de discerner ces ovocytes de ceux qui seront pondus. On rencontre donc la même difficulté qu'à propos des animaux de Naples (Delavault, 1960) ; le simple examen histologique des coupes d'ovaires ne permet pas de situer correctement l'époque de la ponte.

Cependant, l'étude des ovaires des quelques femelles que nous avons élevées à Livourne montre que ces organes, après avoir été

PLANCHE II

6, 7 et 8 : Coupes de testicules d'un même individu élevé en aquarium.

6 : Testicule étudié en février. La spermatogenèse est en cours.

7 : Testicule prélevé en avril. La spermatogenèse se poursuit. (Remarquer la paroi, décollée accidentellement.)

8 : Testicule enlevé au mois de juillet. La maturité est atteinte.

9 : Testicule après expulsion du sperme.

On observe les spermatozoïdes résiduels *(sp.r)* et les membranes conjonctives de la paroi, considérablement épaissies. (*p :* premières poussées du tissu qui détruit les spermatozoïdes non évacués.)

10 : Glande hermaphrodite du type « mâle hermaphrodite ».

Un seul ovocyte est ici visible au milieu de l'acinus bourré de spermatozoïdes.

11 : Glande hermaphrodite du type « femelle hermaphrodite ».

On aperçoit un îlot de spermatozoïdes entre les ovocytes.

(L'échelle donnée sur la photo 3 est la même pour toutes les autres photos.)

remplis d'ovocytes à la fin de l'hiver et au printemps, ne contiennent plus, en juillet, que quelques ovocytes alors que le tissu vésiculeux est hyperdéveloppé. Il y a donc de fortes chances pour que la ponte ait eu lieu, chez ces femelles, au cours de l'été.

Il est tout à fait probable qu'à Livourne les pontes s'effectuent surtout pendant les saisons chaudes comme c'est le cas, selon toute vraisemblance, dans le golfe de Naples. Malheureusement on manque, pour les *Echinaster* de Livourne, d'informations comparables à celles que fournit Lo Bianco (1909), à propos de la période de maturité sexuelle des animaux de Naples. Il faudra donc rechercher à Livourne, tant en aquarium qu'en mer, des pontes d'*Echinaster* pour trancher cette question.

Rappelons maintenant que des ovocytes en cours de croissance sont visibles dans la moitié du nombre des ovaires examinés, en avril et en septembre. En outre, les femelles élevées en aquarium en montrent en février, avril et même juillet au moment de la ponte. Il

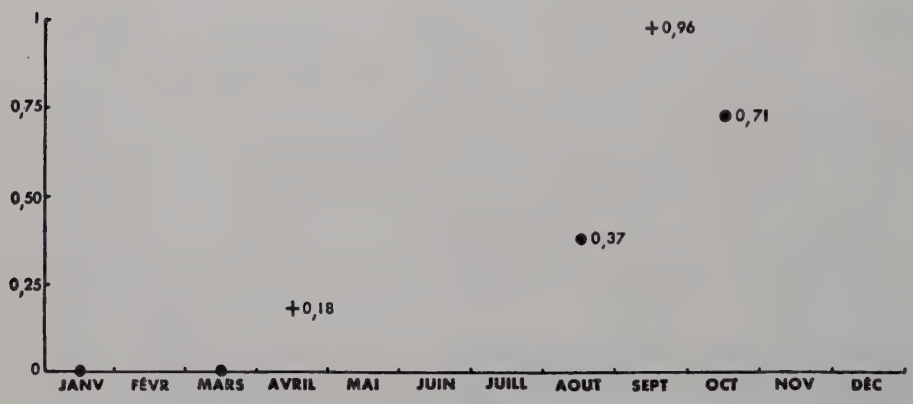


Fig. 2
Proportions des mâles mûrs à différents mois de l'année

croix : animaux de Livourne.
points : animaux de Naples (d'après les données de Delavault, 1960).

apparaît donc certainement toute l'année de nouvelles cellules germinales compensant constamment la perte de celles qui sont phagocytées ou pondues. Dès lors, la distinction des deux types d'ovaires ne peut être rigoureuse, ainsi que l'un de nous le remarquait déjà à propos des animaux de Naples (Delavault, 1960). En effet, si certains ovaires ne montrent que de gros ovocytes (Type I), cela tient beaucoup plus au fait que les jeunes ovocytes y sont rares, plutôt qu'à l'absence effective de ceux-ci.

En résumé, il n'y a pas de cycle sexuel saisonnier tel que, par exemple, s'effectuerait une poussée ovogénétique suivie de la croissance de tous les ovocytes jusqu'à leur maturité. La ponte a lieu en été et en automne, parce qu'au cours de ces saisons le processus phagocytaire doit perdre de son importance. Les ovaires ne présentent certainement pas de phase de repos.

Quant aux testicules, la maturité de certains d'entre eux peut être

acquise dès le mois de mars, puisque, déjà en avril, un cinquième environ des mâles que nous avons examinés sont mûrs. Par ailleurs, en septembre, tous les individus, ou presque, ont achevé leur spermatogenèse. C'est donc entre ces deux limites que les mâles mûrissent (*cf.* fig. 2).

Notons à ce propos que la maturité est un peu plus précoce à Livourne qu'à Naples ; en effet, dans cette localité, la période propice à la récolte de mâles mûrs débute au plus tôt en avril, mais s'étend jusqu'en octobre-novembre au moins (fig. 2).

Par ailleurs, il n'y a aucune phagocytose des spermatozoïdes au cours de la période comprise entre l'apparition des premiers d'entre eux et l'expulsion du sperme. Tous les gamètes mûrs s'accumulent dans les testicules et sont tous expulsés, ou presque tous, en même temps. La spermatogenèse s'accomplit donc entièrement pendant une certaine période de l'année à laquelle succède une autre période où les testicules sont au repos. En d'autres termes, le fonctionnement des testicules, à Livourne comme à Naples d'ailleurs, obéit à un cycle saisonnier.

II. — LES GONADES HERMAPHRODITES

A. - Description

La photo 10 (Pl. II) montre une coupe de glande dans laquelle se déroule la spermatogenèse. On aperçoit parfaitement les colonnettes spermatiques portant les spermatocytes en prophase méiotique et les spermatozoïdes qui commencent à s'agglutiner dans la lumière de l'acinus. En outre, dans celle-ci, on discerne un ovocyte.

A l'inverse, sur la photo 11, on observe un petit îlot de spermatozoïdes au milieu d'ovocytes.

Dans l'un et l'autre cas, les cellules sexuelles aberrantes sont peu nombreuses. Elles ne présentent aucune anomalie et on a tout lieu de penser qu'elles évoluent en tous points de la même manière que celles contenues dans une gonade gonochorique.

B. - Types et fréquence des glandes hermaphrodites

Les glandes dans lesquelles on ne voit que peu d'ovocytes sont des testicules où certaines cellules germinales primitives ont subi une orientation sexuelle diamétralement opposée à celle qui représente la règle la plus générale. Suivant une terminologie précédemment adoptée (Delavault, 1960), ces glandes appartiennent à des *mâles hermaphrodites* (♂ ⚥).

A l'opposé, ceux des animaux dans les ovaires desquels apparaissent des spermatozoïdes peuvent être nommés des *femelles hermaphrodites* (♀ ⚥).

Ces deux types, dans les populations étudiées, représentent les proportions suivantes :

	PRINTEMPS	AUTOMNE
Nombre d'animaux examinés	46	98
♂ ⚥	2	3
♀ ⚥	0	2
Total ⚥	2	5
Proportion	0,04	0,05

La proportion d'hermaphrodites atteint presque 5 % pour 144 animaux étudiés.

C. - Discussion

Nous avions été frappés (Delavault et Cognetti, 1957) par la forte proportion des hermaphrodites trouvés dans une population étudiée à Naples en octobre 1957. Elle représentait en effet environ un quart des individus. Mais depuis, le travail poursuivi sur les *Echinaster* de cette localité (Delavault, 1960) a montré qu'il faut en réalité estimer à 4 % environ le taux des hermaphrodites. Nous avons donc décelé un taux très voisin d'hermaphrodites parmi les *Echinaster* des côtes livournaises, ces hermaphrodites présentant par ailleurs les mêmes types qu'à Naples (Delavault, 1960) (1).

Nous apportons ainsi une preuve de plus à l'opinion que nous avons déjà formulée à propos de la sexualité d'*Echinaster sepositus* (Cognetti et Delavault, 1960). Il s'agit ici d'une espèce à « gonochorisme labile » qui se situe entre les espèces à « gonochorisme rigide » (*Henricia sanguinolenta, Coscinasterias tenuispina, Astropecten bispinosus, A. platyacanthus, A. johnstoni*) et les espèces où les hermaphrodites représentent les individus les plus nombreux (*Asterina gibbosa, A. pancerii*).

(1) Il existe aussi des hermaphrodites à Roscoff. En effet, nous y avons trouvé, en août 1958, un mâle hermaphrodite parmi onze animaux examinés. Il serait intéressant de pouvoir estimer, dans l'avenir, le taux des hermaphrodites dans cette localité.

III. — CONCLUSION GÉNÉRALE

Chez les Astérides, certaines espèces sont douées d'une labilité sexuelle plus ou moins accentuée, alors que certaines autres en sont complètement dépourvues.

Dans le cadre de cette interprétation, l'apparition d'un hermaphrodite dans une espèce gonochorique stricte représente un phénomène purement accidentel, alors que celle des hermaphrodites dans une espèce à gonochorisme labile peut être estimée numériquement dans une population.

Chez ces Echinodermes, on peut donc distinguer des « types sexuels » spécifiques répartis suivant une sorte de « gradient ». Si l'on prend comme origine de celui-ci les espèces où l'hermaphrodisme domine, les espèces gonochoriques se trouvent à l'autre extrémité.

Mais les Astérides ne sont pas les seuls animaux, parmi les Echinodermes, à comporter des espèces où l'hermaphrodisme est plus ou moins fréquent. Ainsi, chez les Echinides, on pense généralement que la plupart des espèces sont à sexes séparés, l'hermaphrodisme n'y apparaissant qu'à titre d'anomalie. Cependant, chez *Sphaerechinus granularis,* suivant Neefs (1952, 1953), il existe, du moins chez les représentants des côtes bretonnes, une alternance sexuelle qui est saisonnière. En outre, ce même auteur suppose, après examen de certaines autres espèces, telles *Arbacia pustulosa, Echinus esculentus,* que « le changement de sexe pourrait être masqué chez certains Echinides par la rapidité même du virage ». Par ailleurs, chez les Ophiurides, on connaît des espèces normalement hermaphrodites (*Amphiura squamata, A. borealis, Ophiacantha vivipara*), et, parmi les espèces gonochoriques, il en est une au moins où l'on a pu chiffrer le taux des hermaphrodites ; il s'agit d'*Ophiothrix fragilis* où la proportion de ces derniers atteint 1 p. 100 environ (Gostan, 1956).

La conception de « gradient » des types sexuels peut donc s'étendre très certainement à l'ensemble des Echinodermes.

Riassunto

Gli AA. hanno studiato le condizioni stagionali delle gonadi di *Echinaster sepositus* delle coste di Livorno.

Negli individui gonocorici le femmine hanno gonadi che contengono tutto l'anno grossi ovociti ; non si può distinguere da un semplice esame istologico gli ovociti che saranno deposti da quelli che saranno distrutti dal tessuto fagocitario costantemente presente nelle gonadi. Tuttavia lo studio delle gonadi femminili di individui allevati in acquario permette di stabilire che la deposizione avviene soltanto in estate e in autunno. Nei maschi, contrariamente a quanto si verifica nelle femmine, le gonadi, dopo l'emissione degli spermi, presentano un periodo di riposo sessuale. In autunno i maschi maturi sono più numerosi.

Esistono anche individui ermafroditi dove è possibile distinguere dei maschi ermafroditi e delle femmine ermafrodite secondo che certi gameti siano anormalmente maschili o femminili. La proporzione degli ermafroditi raggiunge circa il 5 p. 100. *Echinaster sepositus* presenta dunque un gonocorismo labile che, se si

stabilisce un « gradiente » dei tipi sessuali negli Echinodermi, è situato fra il gonocorismo rigido di certe specie e l'ermafroditismo « vero » di certe altre.

Le condizioni delle gonadi degli animali di Livorno sono identiche a quelle degli individui del Golfo di Napoli. Tuttavia la maturità sessuale dei maschi avviene a Livorno con un mese di anticipo circa.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

CAULLERY, M. et SIEDLECKI, M., 1903. — Sur la résorption phagocytaire des produits génitaux inutilisés chez l'*Echinocardium cordatum* Penn. *C.R. Ac. Sc. Paris*, 136, *pp.* 496-498.

COGNETTI, G. et DELAVAULT, R., 1960. — Gonocorismo stabile, gonocorismo labile ed ermafroditismo in Asteroidi dell'Atlantico e del Mediterraneo. *Rend. Acc. Naz. Lincei*, 28, *pp.* 82-85.

DELAVAULT, R., 1960. — La sexualité chez *Echinaster sepositus* Gray, du Golfe de Naples. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli. (A paraître.)*

DELAVAULT, R. et COGNETTI, G., 1957. — L'hermaphrodisme chez *Echinaster sepositus* Gray, du Golfe de Naples. *C.R. Ac. Sc. Paris*, 245, *pp.* 2545-2547.

DELAVAULT, R. et COGNETTI, G., 1958. — L'apparition des granules jaunes dans les gonades d'*Echinaster sepositus* Gray, de la Méditerranée. *C.R. Ac. Sc. Paris*, 246, *pp.* 984-986.

FIELD, G.W., 1895. — On the morphology and physiology of the Echinoderm spermatozoön. *Journ. Morph.*, 11, *pp.* 235-270 (*cf. p.* 236).

GOSTAN, G., 1956. — Cas d'hermaphrodisme chez *Ophiothrix fragilis* Abildgaard. *Bul. Soc. Zool. France*, 81, *pp.* 85-87.

LO BIANCO, S., 1909. — Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del Golfo di Napoli. *Mitth. Zool. St. Neapel.* 19, *pp.* 513-761 (*cf. p.* 559).

NEEFS, Y., 1952. — Sur le cycle sexuel de *Sphaerechinus granularis* L. *C.R. Ac. Sc. Paris*, 234, *pp.* 2233-2235.

NEEFS, Y., 1953. — Evolution sexuelle chez *Sphaerechinus granularis* L. *Proc. 14th Int. Congr. Zool. Copenhagen, pp.* 205-206.

ÉTUDE DE *CYATHURA CARINATA* (KRÖYER) (ISOPODE ANTHURIDAE)

I. Redescription de l'espèce et discussion systématique

par

Jean-Jacques CLÉRET
Faculté des Sciences de Caen

I. - INTRODUCTION

La première description de l'Anthuridae *Cyathura carinata* fut donnée par Kröyer, en 1847, sous le nom d'*Anthura carinata*. C'est en 1886 que Norman et Stebbing, dans une publication consacrée à l'étude d'Isopodes récoltés au cours de plusieurs expéditions océanographiques, établirent la diagnose du genre *Cyathura*. L'espèce *Cyathura carinata* (Kröyer), redécrite, devint le génotype de *Cyathura*.

Par la suite, plusieurs auteurs décrivirent de nouvelles espèces du genre *Cyathura* et signalèrent l'espèce *C. carinata* en différents points du globe, mais en se référant simplement aux travaux de Norman et Stebbing et sans apporter de complément intéressant à la diagnose primitive.

Même après l'important travail d'ensemble consacré par Barnard, en 1925, à la famille des Anthuridae, de trop nombreuses imprécisions subsistent dans la distinction des différentes espèces du genre *Cyathura*.

Dans l'état actuel de la systématique, les figures de Norman et Stebbing, bien qu'elles permettent d'identifier indiscutablement *Cyathura carinata*, ne suffisent plus à la distinguer nettement d'autres espèces du genre *Cyathura*. Quant à la description du mâle de cette espèce type, elle reste limitée à quelques figures beaucoup trop schématiques des pléopodes de la deuxième paire et s'avère d'autant plus insuffisante que Barnard utilise certains caractères des antennules des mâles pour séparer des *C. carinata* typiques deux autres espèces du genre *Cyathura*.

Il est hors de doute que les *Cyathura* que j'ai pu étudier, et qui proviennent de plusieurs localités des côtes françaises de la Manche, appartiennent à l'espèce *Cyathura carinata* (Kröyer), déjà signalée dans nos régions (Monod, 1923).

Réservant pour une seconde publication l'exposé des observations

Cahiers de Biologie Marine
Tome I - 1960 - pp. 433-452

biologiques que j'ai pu faire sur cette espèce, je donnerai, dans le présent travail, une redescription précise des *C. carinata* des deux sexes et préciserai, dans une courte discussion systématique, les problèmes que soulève cette redescription.

II. - REDESCRIPTION DE *CYATHURA CARINATA* (KRÖYER)

A - Matériel et localités.

a) Plusieurs centaines d'individus, dans le sable de l'Aber de Roscoff (département du Finistère); autour des points de remontée d'eau douce. Août 1955 (récoltes de C. Bocquet et de F. Rullier) ; juillet-août 1958.

b) Quelques dizaines d'individus dans le lit de la rivière Penzé ; dans la vase parsemée de cailloutis au niveau du pont de la route nationale, village de Penzé (département du Finistère). Août 1958.

c) De nombreux individus dans les fentes ensablées des rochers calcaires à Luc-sur-Mer (département du Calvados). Mars à juin 1958.

d) Quelques individus dans les fentes de la craie au bas du cordon de galets de silex à Sotteville-sur-Mer (département de la Seine-Maritime). Septembre 1958.

Presque toutes les descriptions et figures ont été faites à partir d'individus appartenant aux populations très nombreuses du sable de l'Aber de Roscoff, mais j'ai aussi utilisé, notamment en ce qui concerne l'étude des antennules du type 4-articulé, des individus récoltés à Luc-sur-Mer (Calvados).

B - Caractères généraux.

a) *Dimensions et forme générale* (fig. I, 1 et 2).

La longueur du corps, mesurée entre le bord frontal de la tête et le bord postérieur du telson, varie entre 3 mm et 14 mm. Les jeunes, à la sortie du marsupium de la mère, mesurent 2 mm à 3 mm de longueur, tandis que le plus grand adulte examiné atteignait 13,5 mm. Les individus pubères ont une longueur au moins égale à 7 mm.

Le corps, de forme allongée, est assez grêle. Sa largeur est presque uniforme ; la région postérieure du corps, à partir du quatrième segment thoracique libre inclus, est cependant légèrement plus large que la région antérieure.

La face dorsale est légèrement bombée et limitée latéralement par deux carènes dont l'arête est formée par le bord latéral des tergites. A la face ventrale, les plaques coxales de chaque segment forment, ensemble, une carène médiane.

b) *Coloration* (fig. I, 3).

La face dorsale porte des taches, colorées en brun rougeâtre, formées par un chromatophore ou par la réunion de plusieurs chromatophores.

Les chromatophores sont d'une même teinte ; l'intensité de leur pigmentation est d'ailleurs variable et paraît très atténuée chez de

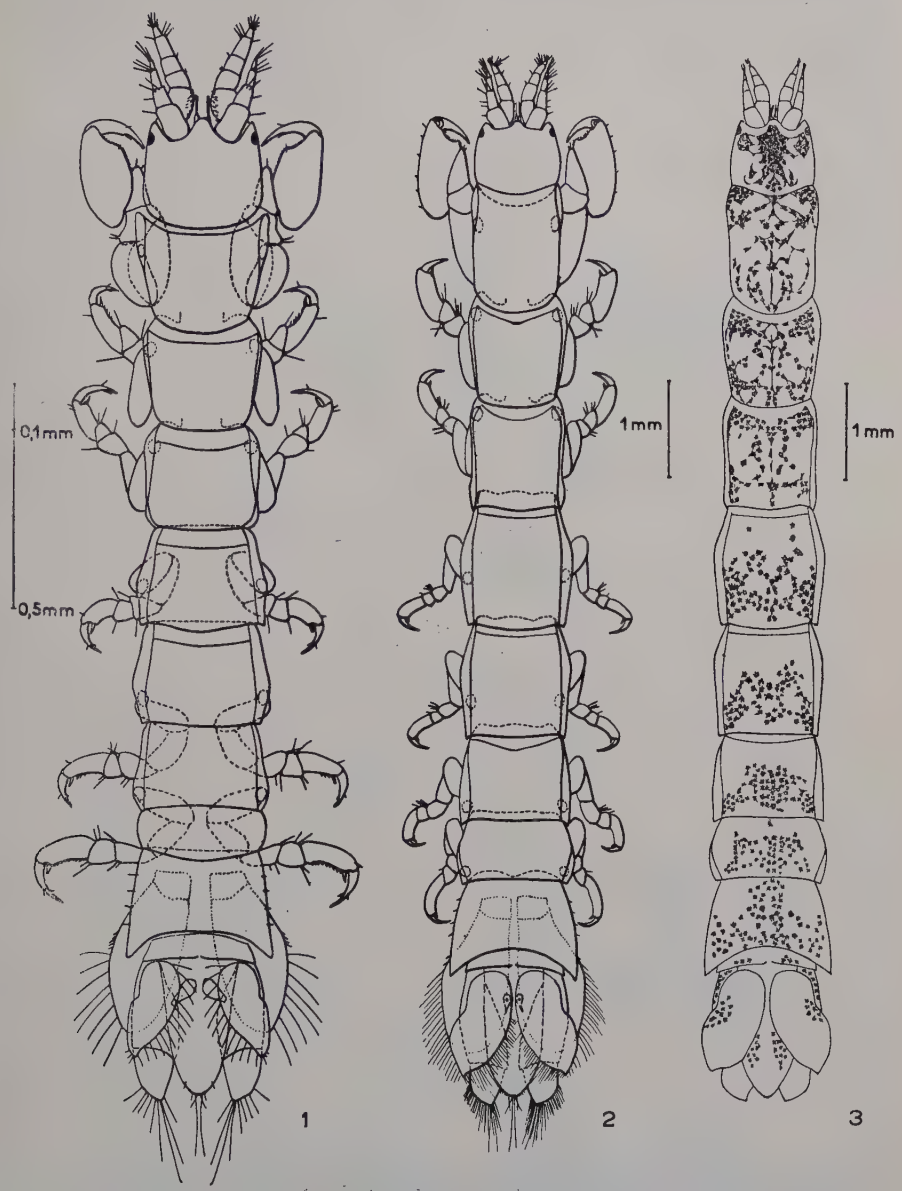


Fig. I. *Cyathura carinata* (Kröyer). — 1 : jeune de stade I (vue dorsale) ; 2 : femelle (vue dorsale) ; 3 : type le plus fréquent de coloration dorsale.

rares individus. Les chromatophores ont le plus souvent un aspect étoilé, mais ils peuvent aussi se rétracter.

La répartition générale des chromatophores varie peu d'un individu à l'autre, les variations individuelles portant surtout sur l'ab-

sence de certains chromatophores. La figure I, 3 représente un individu choisi parmi ceux dont l'intensité de coloration est moyenne. L'altération de la symétrie bilatérale dans la répartition des taches peut donner une idée des variations individuelles les plus fréquentes en supposant que les moitiés droite et gauche appartiennent à deux individus différents.

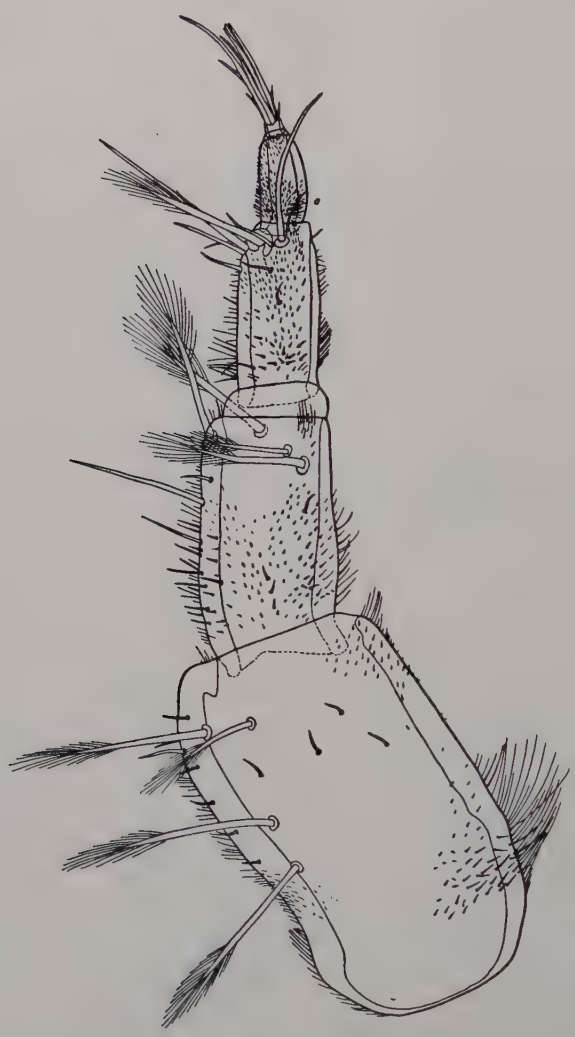


FIG. II. *Cyathura carinata* (Kröyer). — Antennule gauche femelle, à fouet du type 2-articulé (vue dorsale).

Dans la région antérieure du corps (tête et trois premiers segments thoraciques libres), les taches colorées sont plus nombreuses et surtout concentrées vers l'avant de chaque segment. Dans la région postérieure du thorax, au contraire, les taches sont groupées à l'arrière de chaque segment.

Il n'existe aucune solution de continuité entre les différentes colorations observées et il est totalement impossible de répartir les individus d'une population entre plusieurs classes de polychromatisme.

C - Description de la femelle.

La « tête », sub-rectangulaire, résultant de la fusion du bloc des segments céphaliques et du premier segment thoracique, présente

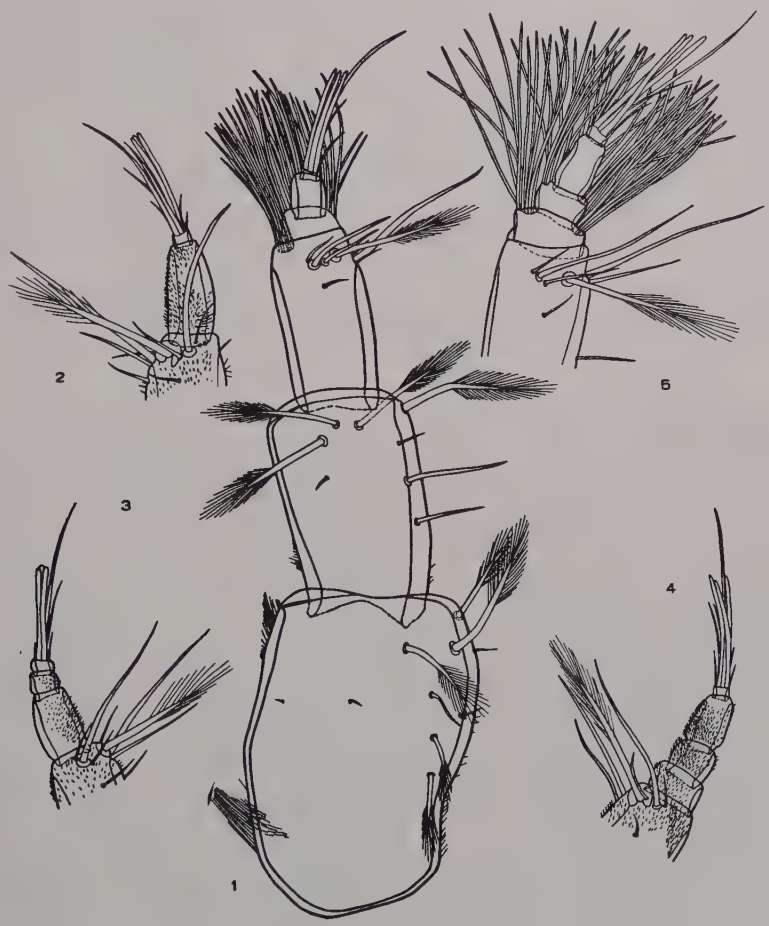


FIG. III. *Cyathura carinata* (Kröyer). — Polytypisme antennulaire. 1 : antennule ♂, type A (la membrane articulaire entre la hampe et le fouet a été étirée) ; 2 : antennule ♀, type A ; 3. antennule ♀, type B ; 4 : antennule ♀, type C ; 5 : antennule ♂, type C.

trois prolongements frontaux (un médian et un sur chaque bord latéral), entre lesquels s'insèrent les antennules. Sa région postérieure est enchâssée dans le premier segment libre du péréion, ce qui rend peu mobile l'articulation entre ces deux parties du corps. En vue dorsale, la « tête » paraît plus large que longue ; en fait, compte

tenu de la partie recouverte par le premier segment thoracique libre, elle est aussi longue que large.

Les yeux, petits et sombres, sont disposés sur les bords dorso-latéraux du céphalon, un peu en arrière de chaque prolongement latéral de la tête.

Les antennules (fig. II), légèrement plus courtes que la tête, ont le premier article qui forme avec les suivants, alignés, un angle de 140° environ.

Hampe 3-articulée ; article proximal le plus long et le plus épais, légèrement aplati dans le sens dorso-ventral, portant 4 soies plumeuses ; deuxième article plus court que le premier (2/3), plus étroit, cylindrique, portant distalement quatre soies plumeuses ; troisième article plus court que le deuxième (7/10), plus étroit, cylindrique, pourvu d'une seule soie plumeuse et de six soies simples.

Suivant les individus, on rencontre trois types, que j'indiquerai par A, B et C, de fouet antennulaire (fig. III) :

Type A. — Fouet 2-articulé ; le premier article, garni de très courtes soies, mesure la moitié du troisième article de la hampe : deuxième article très petit, portant distalement trois asques sensoriels et six soies simples.

Type B. — Fouet 3-articulé ; les deux premiers articles mesurent ensemble la moitié du troisième article de la hampe ; deuxième article beaucoup plus court que le premier (1/4); troisième article identique à l'article distal du fouet de type A.

Type C. — Fouet 4-articulé ; les trois premiers articles, ensemble, atteignent une longueur légèrement supérieure à la moitié du troisième article de la hampe ; troisième article le plus long ; quatrième article identique à l'article distal des types A et B.

Les antennes (fig. IV, 1), plus longues que la tête, 9-articulées, sont insérées à peu près au même niveau que les antennules, mais plus ventralement et plus latéralement. En vue dorsale, les antennes paraissent cependant disposées entre les antennules ; le deuxième article de l'antenne présente une gouttière dans laquelle passe l'antennule.

Longueurs relatives, en unité arbitraire, des articles de l'antenne : premier : 11 ; deuxième : 30 ; troisième : 20 ; quatrième : 16 ; cinquième : 19 ; fouet : 6 (premier article : 4).

Hampe 5-articulée ; article proximal court ; deuxième article plus large que le premier, la face dorsale formant une large gouttière dont l'axe est à 40° par rapport à celui de l'article (les bords de la gouttière sont amincis en plusieurs lames qui se chevauchent), la surface de l'article, à l'exception de la gouttière, étant couverte de soies simples ; les trois derniers articles de la hampe sont alignés suivant un axe faisant un angle d'environ 150° avec l'axe des deux premiers articles ; leur largeur décroît régulièrement du troisième au cinquième ; troisième article présentant, dans la région dorsale externe, une zone déprimée et dépourvue de soies ; quatrième article cylindrique, garni de soies ; cinquième article tronconique et portant, en plus de nombreuses soies simples, 4 soies plumeuses distales.

Fouet 4-articulé ; premier article plus long que les trois suivants réunis, garni de courtes soies ; trois derniers articles très courts ; le fouet porte une touffe apicale de soies simples de taille variée.

Les appendices buccaux sont réunis en un cône ventral protégé à l'avant par la lèvre antérieure et ventralement par les maxillipèdes.

Les mandibules (fig. IV, 4 et 5) comportent un article basal, à endite typiquement incisif, et un palpe 3-articulé.

Article basal portant un épipodite allongé et aplati, disposé sous la carapace céphalique ; corps de l'article aplati dorso-ventralement, rectangulaire, supportant à son extrémité distale interne la partie incisive trapézoïdale ; la lame incisive, qui présente un bord interne en dents de scie, est aplatie dans un plan oblique par rapport au plan du corps de l'article ; elle est disposée immédiatement sous la lèvre supérieure, le bord antérieur s'intégrant à la surface du cône buccal.

Palpe inséré à l'extrémité distale externe de l'article basal ; premier article du palpe deux fois plus long que large, cylindrique ; deuxième article plus large que le premier et de longueur double, portant de nombreuses soies longues et

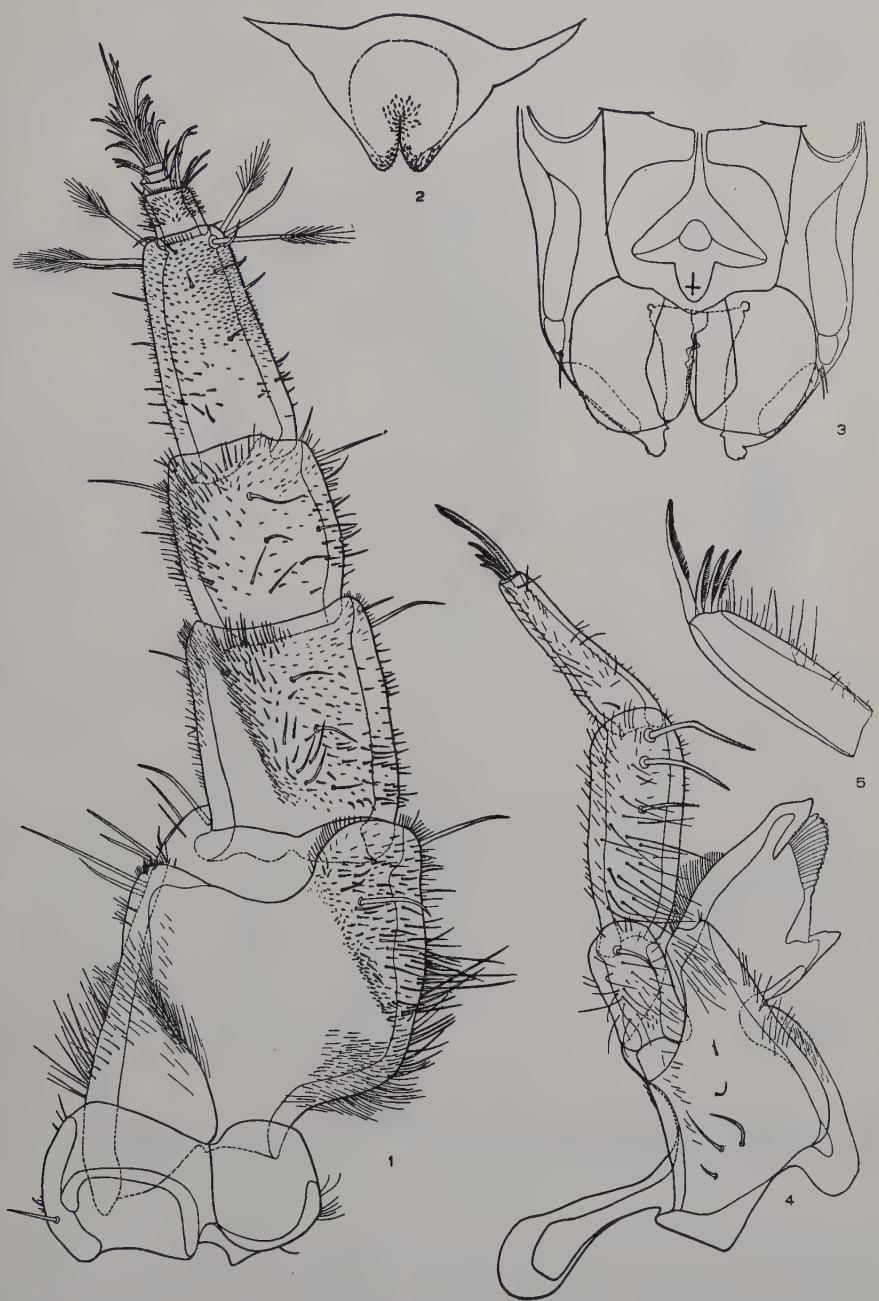


Fig. IV. *Cyathura carinata* (Kröyer). — 1 : antenne gauche femelle (face dorsale); 2 : lèvre antérieure (vue frontale); 3 : lèvre postérieure (vue ventrale); 4 : mandibule droite (vue ventrale) ; 5 : troisième article du palpe mandibulaire (vue latérale).

fines et trois grosses soies finement barbelées ; troisième article aussi long et aussi large que le deuxième, mais aplati dans le plan sagittal de l'animal et portant à son extrémité distale quatre grosses soies situées dans le même plan que l'article (la plus longue, ventrale, présente une rangée de barbules, les trois autres deux rangées de barbules).

Les maxilles (fig. V, 1) sont d'une seule pièce, en forme de stylet légèrement arqué. La partie apicale de la maxille forme un processus

Fig. V. *Cyathura carinata* (Kröyer). — 1 : maxille gauche (face ventrale) ; 2 : maxillipède gauche (face ventrale).

incisif très puissant constitué par sept dents, dont la plus antérieure est la plus forte, et une épine insérée entre les deux dents antérieures.

Les maxillipèdes (fig. V, 2) sont 4-articulés, aplatis dorso-ventralement. Leurs plans forment un angle très obtus.

Premier article très court portant un épipodite triangulaire plus large que l'article ; deuxième article rétréci à la base, deux fois plus large et cinq fois plus

long que le premier article ; troisième article légèrement plus court et moins large que le deuxième, portant sur le bord interne six grosses soies échelonnées (les trois distales sont barbelées) ; quatrième article sub-triangulaire, aussi long que large mais de largeur moitié de celle du troisième article et inséré dans la région distale externe de celui-ci ; le quatrième article porte cinq grosses soies sub-apicales, groupées.

Le cône buccal est fermé, dans la région frontale, par une lèvre antérieure triangulaire à apex bilobé (fig. IV, 2).

Fig. VI. *Cyathura carinata* (Kröyer). — 1 : péréiopode 1 gauche (faxe externe), et détail d'un fragment du carpopodite et du propodite ; 2 : P 2 gauche (face externe).

La lèvre postérieure (fig. IV, 3) est formée de quatre lobes réunis à la base en une pièce unique soudée au céphalon. Les deux lobes médians sont arrondis et s'affrontent sur la ligne médiane, leurs plans formant un angle obtus ; ils ont une consistance assez molle tandis que les lobes latéraux sont rigides. Les lobes latéraux sont triangulaires ; le bord externe porte en son milieu une ou deux soies. Les

deux lobes médians représentent sans doute la véritable lèvre postérieure. Quant aux lobes latéraux qui ont reçu des interprétations différentes selon les auteurs, il semble bien que l'on puisse, avec Th. Monod, les interpréter comme les maxillules réunies à la lèvre postérieure. On sait que plusieurs auteurs signalent l'absence de maxillules, non seulement chez *C. carinata* (Kröyer), mais aussi chez beaucoup d'autres Anthuridae.

Le premier segment libre du péréion est arqué, la ligne médio-ventrale étant concave vers l'extérieur. Les péréipodes de la première paire (P 1) (fig. VI, 1) sont sub-chéliformes, fortement développés et 6-articulés ; leurs articles sont beaucoup plus larges que ceux des autres péréiopodes, mais de longueur comparable ; les cinq derniers articles, ensemble, sont aussi longs que la tête et le premier segment thoracique libre réunis.

A propos de péréipodes, sachant que les différents articles sont aplatis dans le plan de l'appendice et que, par rapport au corps, l'orientation de chaque péréiopode est très variable suivant les mouvements qu'il accomplit, je désignerai, pour la compréhension des figures et du texte, par « bord interne » le bord vers lequel est dirigé l'ongle du dactylopodite.

Article proximal de P 1 légèrement plus long que large, arqué et de largeur croissante de l'extrémité proximale à l'extrémité distale.

Deuxième article aussi long que le premier, mais moins large, trapézoïdal ; le bord externe du deuxième article forme une gouttière limitée par deux arêtes frangées de soies et où peut s'engager la base du troisième article.

Troisième article en forme de cupule, trois fois plus court que le deuxième article.

Quatrième article triangulaire, n'apparaissant pas sur le bord externe de l'appendice (les bords libres proximal du propodite et distal du méropodite viennent en contact) ; le carpopodite, caréné à son bord interne, se prolonge distalement en un lobe arrondi ; articulation très peu mobile entre le quatrième et le cinquième articles. Propodite très développé, piriforme, à bord externe épais et arrondi, à bord interne aplati, garni de 12-15 soies barbelées régulièrement espacées ; le propodite porte, vers le milieu du bord interne, un tubercule dentiforme, plus ou foins émoussé sur les individus éloignés de leur mue (fig. VI, 1), plus aigu sur les individus ayant récemment mué (fig. VI, 1, détail) ; ce tubercule n'est pas développé chez les jeunes individus.

Sixième article arqué, en griffe ; quand il est rabattu sur le cinquième article, son extrémité vient se placer entre l'apex du quatrième article et le tubercule du cinquième article ; un onguicule et quatre soies simples sont disposés à la base de l'ongle et le bord interne est garni de fines palettes.

Le deuxième segment libre du péréion est beaucoup plus haut que le premier et, tous les segments thoraciques ayant leur tergite dans le même plan, l'augmentation de hauteur du deuxième segment se marque par un abaissement brusque de la carène médio-ventrale. La communication entre les premier et deuxième segments est fortement rétrécie par un étranglement antérieur de la carapace du deuxième segment ; cette disposition morphologique remarquable permet une articulation très mobile entre les premier et deuxième segments thoraciques.

Les péréiopodes de la deuxième paire sont beaucoup plus grêles que les premiers, mais aussi longs qu'eux (fig. VI, 2).

Premier article allongé, portant sur le bord externe 3-5 soies, plumeuses et bulbeuses, qui semblent articulées entre le bulbe et la hampe ; sur la même ligne que ces soies et distalement s'observe une petite dépression infundibuliforme au niveau de laquelle la cuticule s'amincit considérablement. Deuxième article de même forme et de mêmes dimensions que le premier. Troisième article d'un tiers plus court que le deuxième et élargi à son extrémité distale. Quatrième article moins large que le troisième ; comme pour P 1, le quatrième article est triangulaire et dépassé, sur son bord externe, par les bords distal du troisième

article et proximal du cinquième article. Cinquième article arqué, portant sur son bord interne une rangée de fines palettes et une épine distale et, sur son bord externe, une soie plumeuse distale. Sixième article de même type que celui de P 1, mais plus grêle.

Le troisième segment thoracique libre est identique au deuxième segment en ce qui concerne sa largeur et le rétrécissement en goulot de sa région antérieure. Il est toutefois légèrement plus long et plus haut que le deuxième segment.

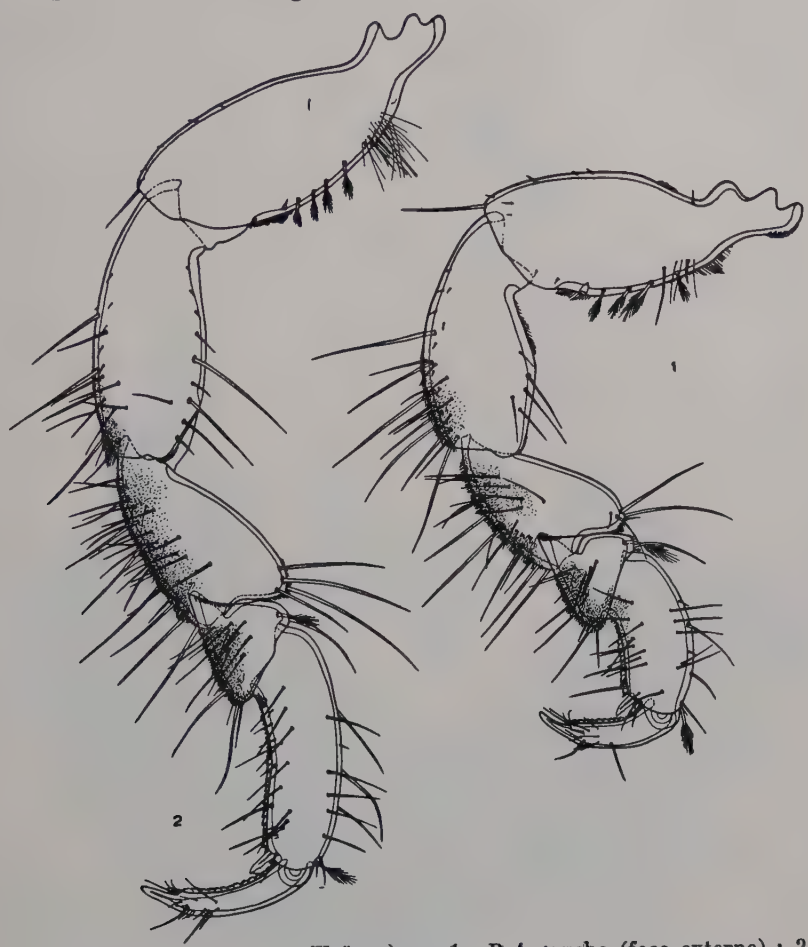


Fig. VII. *Cyathura carinata* (Kröyer). — 1 : P 4 gauche (face externe) ; 2 : P 7 gauche (face externe).

Les péréiopodes 3 sont en tous points semblables aux P 2.

Les autres articulations du péréion et celle du septième segment avec le pléon sont beaucoup moins mobiles que les deux précédentes ; les quatre derniers segments thoraciques ne présentent pas de rétrécissement antérieur en goulot.

Les péréipodes 4, 5, 6 et 7 (fig. VII) ne diffèrent des P 2 et P 3 que par leur orientation (P 2 et P 3 dirigés vers l'avant, P 4 à P 7 dirigés vers l'arrière) et, surtout, par leur quatrième article qui appa-

raît sur le bord externe de l'appendice et porte sur ce bord une soie plumeuse et une grande soie simple ; les troisième et cinquième articles d'un péréiopode des quatre dernières paires n'entrent jamais en contact.

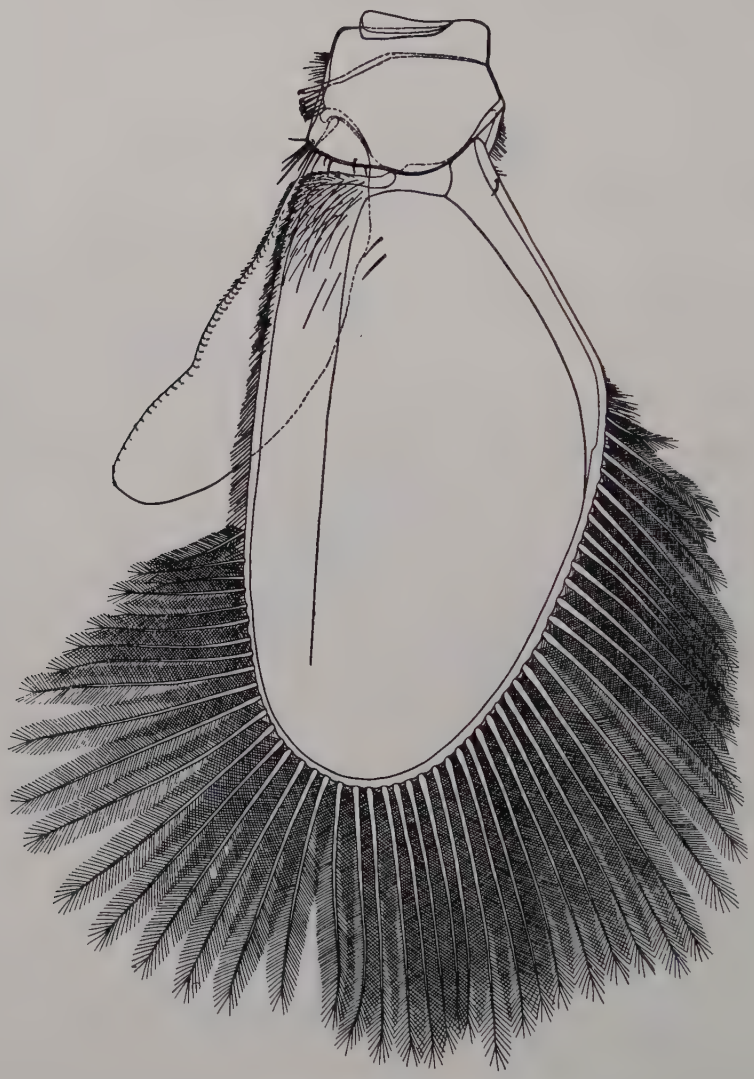


FIG. VIII. *Cyathura carinata* (Kröyer). — Pléopode I gauche (face ventrale).

Les péréiopodes des quatre dernières paires sont semblables, mais leur longueur croît régulièrement de P 4 à P 7, les proportions entre leurs différents articles restant les mêmes sauf en ce qui concerne le propodite dont la longueur relative augmente de P 4 à P 7.

Les cinq premiers segments du pléon sont soudés et les appendices

sont les seules traces de la segmentation primitive (latéralement cependant, quatre soies régulièrement espacées pourraient marquer les limites entre les segments primitifs).

Le bord postérieur de cette partie du pléon est fortement concave.

Les pléopodes sont tous biramés ; les deux rames, en forme de feuillet, ont leur extrémité distale dirigée vers l'arrière ; les pléopodes sont surperposés, l'exopodite induré est ventral par rapport à l'endopodite assez mou. La première paire de pléopodes est beau-

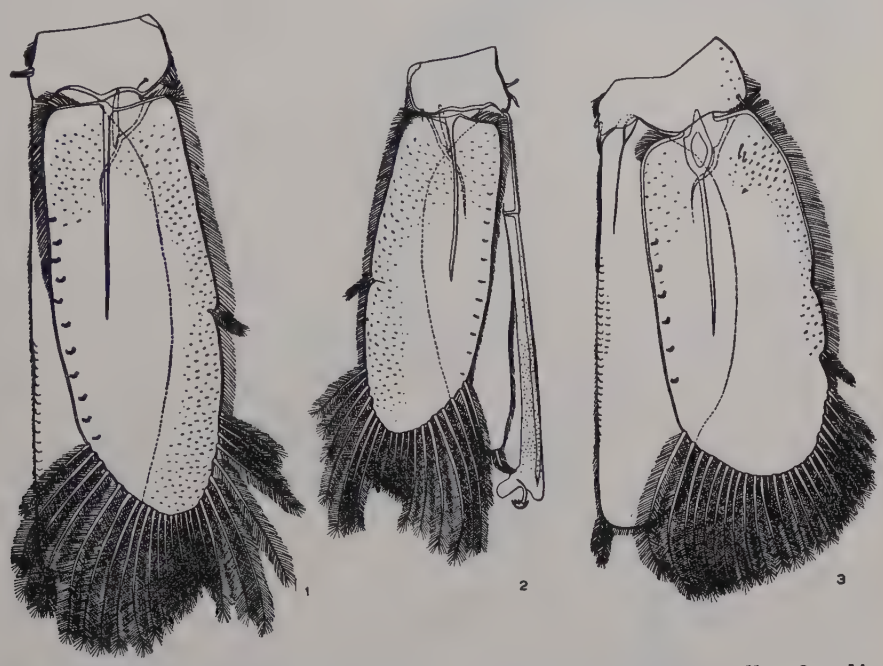


Fig. IX. *Cyathura carinata* (Kröyer). — 1 : pléopode 2 gauche femelle ; 2 : pléopode 2 droit mâle ; 3 : pléopode 4 gauche (vues ventrales).

coup plus développée que les autres paires et joue le rôle d'un opercule vis-à-vis de ces dernières.

Pl 1 (fig. VIII) présentant une sympodite carré portant, sur le bord interne, un dispositif d'accrochage formé par six soies articulées et crochues ; exopodite ovale, garni, dans la moitié distale, d'une frange de soies longues et plumeuses formant ensemble un éventail. Endopodite beaucoup plus court que l'exopodite. Les paires 2, 3, 4 et 5 de pléopodes sont du même type que la première paire, mais l'exopodite est plus court que l'endopodite qui a approximativement même longueur que l'endopodite des Pl 1 ; leur longueur diminue et leur largeur augmente régulièrement de la deuxième à la cinquième paire ; sympodite plus court que celui des Pl 1 et présentant un dispositif d'accrochage réduit à une ou deux soies (fig. IX, 1 et 3).

Le sixième segment du pléon est isolé, très court, beaucoup plus étroit que les autres segments et logé dans la concavité postérieure de la première partie du pléon ; son bord postérieur est échancré sur la ligne médio-dorsale.

Les uropodes (fig. X) sont biramés, très forts ; le sympodite et l'endopodite ont, ensemble, une longueur très légèrement supérieure à celle du telson.

Sympodite triangulaire, en section transversale, dans sa région proximale et aplati dorso-ventralement dans sa région distale ; endopodite deux fois plus court que le sympodite et situé dans le prolongement de celui-ci, aplati dorso-ventrale-

FIG. X. *Cyathura carinata* (Kröyer). — 1 : uropode gauche en vue latérale externe; 2 : sympodite et endopodite de l'uropode gauche (face dorsale).

ment, trapézoïdal et présentant un bord distal arrondi et garni de nombreuses soies ; exopodite ovale, inséré dans la région proximale externe du sympodite et garni sur tout son bord libre d'une frange de soies plumeuses.

Le telson (fig. XI) est linguiforme, très mince, presque aussi long que les uropodes qui l'entourent (disposition caractéristique de la

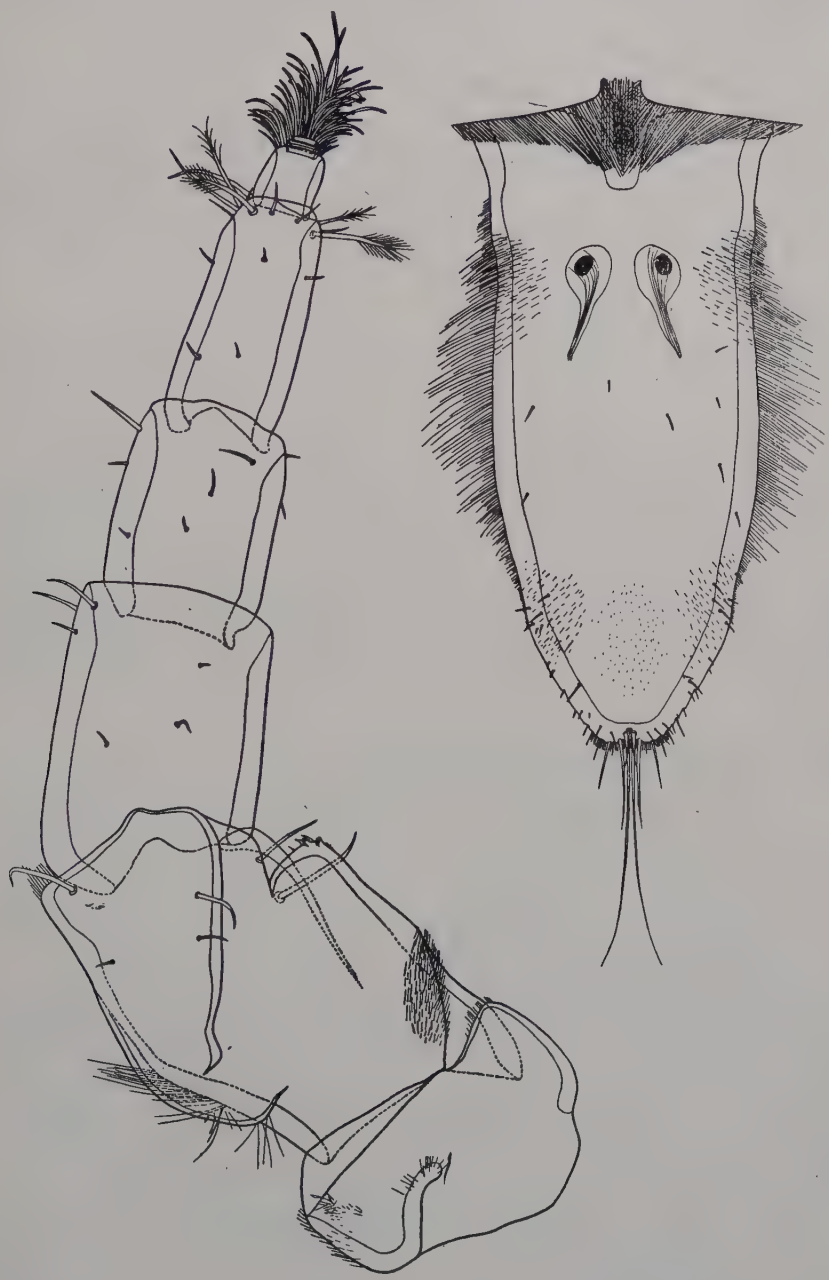


Fig. XI. *Cyathura carinata* (Kröyer). — Telson (face dorsale). (Le trait d'échelle représente 0,5 mm.)

Fig. XII. *Cyathura carinata* (Kröyer). — Antenne droite de mâle (face dorsale).

famille des Anthuridae) ; il porte, au tiers antérieur de sa longueur, une paire de statocystes internes et suspendus à la face dorsale ; la région postérieure, légèrement infléchie vers la face dorsale, est tronquée au bord postérieur et porte à son extrémité six soies simples (dont deux très longues) insérées au niveau d'une échancrure médiane.

Les dimensions relatives des différentes parties du corps sont données dans le tableau ci-dessous :

	tête	th. 1	th. 2	th. 3	th. 4	th. 5	th. 6	th. 7	abd.	pl. 6	tel.
longueur	45	63	56	60	72	62	50	34	44	7	70
longueur L'....	38	63	51	56	63	58	46	32	37	7	70
largeur	45	48	51	51	60	59	59	62	67	51	31
hauteur.....	32	32	44	48	48	47	46	44	37	17	6

Dimensions, en unité arbitraire, des différentes parties du corps, chez *Cyathura carinata* ♀. Les chiffres de la première ligne expriment les longueurs totales des parties indiquées ; les chiffres de la seconde ligne sont les mesures des longueurs apparentes sur la ligne médio-dorsale, compte non tenu des portions de tergite recouvertes par les tergites voisins ; les mesures portées sur les deux dernières lignes ont été prises aux niveaux où les grandeurs correspondantes sont respectivement les plus élevées pour chacune des régions du corps envisagées. Toutes les mesures ont été effectuées sur des femelles non ovigères.

D - Description du mâle - Dimorphisme sexuel.

Le mâle, très semblable à la femelle, ne se caractérise que par quelques caractères que nous examinerons ci-dessous. Il est cependant probable que l'application de méthodes biométriques préciserait d'autres différences sexuelles, notamment en ce qui concerne la taille relative des P 1, ces appendices semblant légèrement plus grands chez le mâle que chez la femelle.

Les antennes du mâle (fig. XII) sont proportionnellement plus longues que celles de la femelle, mais les rapports entre les dimensions des différents articles sont les mêmes dans les deux sexes. L'antenne du mâle est glabre et ne porte que quelques grosses soies, dont les quatre soies plumeuses du cinquième article. La touffe apicale de soies simples est plus fournie chez le mâle que chez la femelle : on compte une trentaine de soies chez la femelle pour une cinquantaine chez le mâle.

Les antennules (fig. III) ont même longueur que celles de la femelle. La hampe a même structure dans les deux sexes, mais elle est glabre chez le mâle.

C'est le fouet antennulaire qui permet de distinguer le plus aisément le mâle de la femelle, grâce à son aspect « en brosse ». Je n'ai

observé, sur les mâles examinés, que deux types différents de fouet antennulaire ; ils correspondent à deux des trois types décrits chez la femelle.

Type A. — Fouet 2-articulé ; premier article de longueur égale au quart de celle du troisième article de la hampe et glabre. L'articulation entre la hampe et le fouet est rendue confuse par l'insertion, à ce niveau, d'une demi-couronne de soies en brosse ; la membrane articulaire invaginée porte, à la face inférieure, une trentaine de soies longues et assez molles. Par le jeu de la musculature des deux articles, les soies se groupent en faisceau ou s'épanouissent en éventail ; deuxième article très petit et identique à celui du type A femelle.

Type C. — Fouet 4-articulé ; les trois premiers articles du fouet sont aussi longs que ceux du type C femelle, mais glabres, le quatrième article étant identique au dernier article commun à tous les types ; le fouet du type C mâle porte deux demi-couronnes de soies caractéristiques ; la première « brosse », insérée à la face inférieure de l'articulation entre le premier article du fouet et le deuxième, comporte une trentaine de soies ; la deuxième « brosse », insérée à la face inférieure de l'articulation entre le deuxième article et le troisième, comporte seulement une quinzaine de soies.

Les pléopodes de la deuxième paire présentent, chez le mâle, un stylet copulateur inséré au tiers proximal du bord interne de l'endopodite ; ce stylet rigide porte, à son extrémité distale, une forte épine en forme d'ancre, insérée entre deux lobes aplatis et mous (fig. IX, 2).

Les femelles acquièrent, à la mue qui précède la ponte et temporairement (pour la durée de l'intermue d'incubation), trois paires d'oostégites qui ont d'emblée leurs dimensions définitives. Ces oostégites dépendent des segments thoraciques 3, 4 et 5. Ils ont l'aspect d'une lame mince, transparente, deux fois plus large que longue et de largeur double de la longueur du segment qui la porte. Ils se recouvrent ainsi partiellement les uns les autres et forment une poche incubatrice ventrale. Les oostégites n'apparaissent évidemment jamais chez les mâles.

Les caractères sexuels secondaires, aussi bien chez la femelle que chez le mâle, apparaissent en une seule fois au moment de la reproduction. En dehors de cette période, les individus des deux sexes sont semblables et ont tous les caractères de la femelle (la présence d'oostégites évidemment exceptée).

E - Remarque.

Il convient de souligner, à propos des trois types de fouet antennulaire que nous avons décrits, que ces trois types ne se rencontrent pas avec la même fréquence dans les populations étudiées. Tous les jeunes, à leur sortie du marsupium, ont des fouets antennulaires du type A. Il semble bien que les types B et C ne se différencient qu'au cours du développement post-embryonnaire et peu avant la puberté.

Les chiffres qui suivent expriment les résultats d'un tri effectué sur la totalité des individus femelles porteurs d'oostégites recueillis en diverses stations et des mâles immatures récoltés dans ces mêmes stations ; les effectifs individuels des différentes récoltes sont trop faibles pour laisser apparaître des différences significatives entre les populations étudiées. Sur trois cents femelles, deux cent quatre-vingt-dix-sept étaient du type A, deux du B et une du type C. Sur cent trente-

quatre mâles, trente-cinq étaient du type A et quatre-vingt-dix-neuf du type C.

Il ressort de ces chiffres que le type B est très rare, que les trois quarts des mâles sont du type C et un quart du type A, alors que presque toutes les femelles appartiennent à ce même type A.

Ces résultats, comparés à ceux des récoltes d'individus proches de la maturité, nous ont d'ailleurs permis de montrer (Cléret, 1959) que le rapport numérique des sexes dans l'espèce *C. carinata* est fondamentalement égal à 1.

III. - DISCUSSION SYSTÉMATIQUE

Ces nouvelles observations sur l'espèce *Cyathura carinata* (Kröyer) apportent diverses précisions nécessaires à la connaissance de l'espèce, mais ne viennent en aucun cas contredire la diagnose de Norman et Stebbing (1886).

Cependant, en comparant ces résultats aux travaux antérieurs, notamment à ceux que Barnard publia en 1925, on est amené à discuter de la distinction qu'il convient de faire entre *C. carinata* et les autres espèces du genre *Cyathura*.

Barnard ayant conclu que le nombre d'articles du maxillipède présente une valeur systématique d'ordre générique, j'écarterai de la discussion les espèces à maxillipède 5-articulé autrefois rangées dans le genre *Cyathura*. Il en sera de même pour l'espèce *Cyathura eremophila* Monod, insuffisamment connue, puisqu'elle a été décrite d'après trois spécimens seulement trouvés incomplets dans le tube digestif de poissons.

Une discussion s'impose, au contraire, à propos des cinq espèces *C. carinata, C. indica, C. crucis, C. pusilla, C. siamensis*. Etant donné les imprécisions et les lacunes que comportent les descriptions des quatre dernières espèces, il n'est guère possible d'insister que sur le seul critère que fournissent les fouets antennulaires. Les auteurs ne font que de brèves allusions à la croissance allométrique du tubercule porté par le propodite de P 1 ; il serait, de toute façon, nécessaire, avant d'utiliser ce caractère, de connaître avec précision la biométrie de ce tubercule dans les cinq espèces considérées.

La présence, chez le mâle de *C. carinata*, de fouets antennulaires « en brosse » n'est signalée par aucun auteur. Barnard signale une telle disposition pour les mâles des espèces *C. indica* et *C. crucis*, mais ne décrit nulle part les fouets antennulaires du mâle de *C. carinata*. Cette lacune ne l'empêche pas de dire que la présence de « brosses » sur les fouets antennulaires du mâle est une particularité des espèces *C. indica* et *C. crucis*. Il envisage même de réunir ces deux espèces dans un nouveau genre.

Au contraire de ce qu'écrivait Barnard en 1925, on peut maintenant penser que le caractère du fouet antennulaire mâle est d'ordre générique. Nous savons en effet que les « brosses » existent chez les

mâles de trois des cinq espèces du genre *Cyathura*. Il est possible que ce caractère sexuel secondaire soit présent chez les deux autres espèces (*C. pusilla* et *C. siamensis*) pour lesquelles le fouet antennulaire mâle n'a pas encore été décrit. La connaissance plus approfondie de ces deux dernières espèces permettrait de vérifier l'hypothèse que j'avance sur la valeur taxinomique de la présence de soies en brosse sur les antennules des mâles.

Le second point intéressant de la discussion réside dans le polytypisme que j'ai rencontré dans l'étude du nombre d'articles du fouet antennulaire.

La diagnose que Norman et Stebbing ont donné de *C. carinata* se rapporte uniquement au type C. Barnard (1925) utilise le nombre d'articles du fouet antennulaire dans la diagnose des autres espèces; pour *C. carinata,* il note que le fouet est 3-articulé (il s'agit peut-être du type C où l'article terminal, très petit, n'a pas été pris en considédération) ; à propos de *C. indica,* il écrit : « Antenna I with flagellum obscurely 3-jointed in female » ; quant à *C. siamensis,* Barnard lui attribue un fouet antennulaire d'un seul article et l'on peut penser qu'il s'agit plutôt d'un type 2-articulé.

Il devient clair, puisque j'ai trouvé rassemblés dans les mêmes populations trois types d'individus différant par le nombre d'articles de leur fouet antennulaire, qu'on ne peut plus attribuer de valeur taxinomique, même d'ordre spécifique, à un tel critère. Il faut remarquer, d'ailleurs, que ce cas de polytypisme, rencontré à l'intérieur de l'espèce *C. carinata,* n'est pas isolé : Hansen (1916) signale un fait analogue chez un autre Isopode, *Munna boecki,* qui présente deux types de fouet antennulaire.

Il resterait à entreprendre des études statistiques pour se rendre compte d'une variabilité possible du nombre des articles du fouet antennulaire dans les autres espèces du genre *Cyathura.*

En conclusion, on peut dès lors se demander quelle est la valeur réelle des distinctions admises, dans l'état présent de nos connaissances, entre les différentes espèces de *Cyathura.* La question est moins importante pour les deux espèces aveugles *C. pusilla* et *C. siamensis* qui présentent, par ailleurs, des P 1 de forme particulière (*C. siamensis* ayant, en outre, un telson très différent de celui de toutes les autres espèces). Mais il serait intéressant d'avoir des figures et des descriptions précises de *C. crucis* et *C. indica* pour qu'on puisse apprécier la distance taxinomique réelle qui sépare ces deux espèces de *C. carinata.*

Les espèces *C. crucis* et *C. indica,* si l'on se réfère aux caractères donnés par Barnard, ne différeraient plus de *C. carinata* que par le cinquième article de P 1 (« allongé » chez *C. carinata* et « non prolongé » chez les deux autres espèces) et par les stylets copulateurs (« complexes » chez *C. carinata* et « simples à leur apex » chez les deux autres espèces).

Connaissant la large répartition géographique du genre *Cyathura* et de l'espèce type *C. carinata* (Kröyer) en particulier (Europe, Afrique du Nord et Afrique du Sud, Chine, Amérique du Nord) et la répartition beaucoup plus limitée des autres espèces, il n'est pas impossible qu'une étude plus approfondie des différentes populations du

genre *Cyathura* permette la distinction de sous-espèces ou de races géographiques nouvelles. Cette étude éclaircirait en même temps les rapports taxinomiques qui existent entre les différentes espèces déjà citées.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

BARNARD, K.H., 1920. — Contributions to the crustacean fauna of South Africa. *Ann. S.A. Museum*, 3, X, *part II, pp.* 334a-336a.

BARNARD, K.H., 1925. — A revision of the family Anthuridae with remarks on certain morphological peculiarities. *J. of the Linnean Society, pp.* 139-141, *pl. 4.*

CLÉRET, J.-J., 1959. — Polytypisme antennulaire et rapport numérique des sexes chez *Cyathura carinata* (Kröyer) (Isopode Anthuridae). *C.R. Acad. Sc.*, 248, *pp.* 2508-2510.

HANSEN, H.J., 1916. — The Danish Ingolf Expedition. Crustacea Malacostraca. Vol. 3, *part 5, pp.* 34-35.

MONOD, TH., 1923. — Prodrome d'une faune des Tanaidacea et des Isopodes (excl. Epicaridea) des côtes de France (excl. Méditerranée). *Ann. Soc. Sc. Nat. Charente-Inférieure*, 37, *fasc. 4, p.* 62.

MONOD, TH., 1925. — Tanaïdacés et Isopodes aquatiques de l'Afrique Occidentale et Septentrionale. *Bull. Soc. Sc. Nat. Maroc, t. V, n° 3, p.* 61 ; *n° 6, pp.* 236-237.

NORMAN, A.M., et STEBBING, T.R.R., 1886. — On the Crustacea Isopoda of the « Lightning, Porcupine and Valorous » Expeditions. *Trans. Zool. Soc. London*, V, Vol. XII, *part 4, pp.* 124-125.

RICHARDSON, H., 1905. — A monograph of the Isopods of North America. *Bull. U.S. National Museum, n°* 54, *pp.* 62-66.

L'ADAPTATION CHROMATIQUE CHEZ *ATHANAS NITESCENS* LEACH (CRUSTACÉ DÉCAPODE)

par

Colette Chassard

Faculté des Sciences de Paris

Résumé

La livrée chromatique d'*Athanas nitescens* est constituée principalement par des petits chromatophores renfermant un pigment rouge qui se concentre sur fond blanc et s'étale sur fond noir. Cependant, cette capacité peut montrer des variations selon le stade du cycle d'intermue et selon le sexe de l'animal. Chez les mâles, la dispersion du pigment n'est jamais totale même après une adaptation de longue durée (vingt-quatre jours) à un fond noir. Les femelles ne montrent pas une concentration complète de leurs pigments par adaptation de courte durée à un fond blanc ; une adaptation de longue durée est la condition nécessaire.

Les capacités d'adaptation chromatique sont bien connues chez les Crustacés et ce sont surtout les Décapodes qui présentent les changements de couleur les plus remarquables par leur amplitude et leur complexité.

Il convient de distinguer deux phénomènes dont l'expression est le résultat même de modifications rendues possibles par la durée d'adaptation. Dans le premier cas, l'adaptation chromatique physiologique se traduit par des changements de couleurs rapides dûs à l'étalement ou à la concentration du pigment à l'intérieur du chromatophore. Dans le second cas, l'adaptation chromatique morphologique entraîne des modifications rendues possibles par un séjour de longue durée de l'animal sur un fond coloré ; ces modifications portent à la fois sur la quantité de pigment élaboré ou détruit à l'intérieur de la cellule pigmentaire et sur la topographie des chromatophores qui est susceptible de variation comme nous l'avons déjà vu chez *Hippolyte varians* et comme nous le montrerons chez d'autres espèces.

Les mécanismes qui permettent aux Crustacés de s'adapter aux fonds sont bien connus depuis les travaux de B. Hanström qui découvrit la première glande endocrine chez les Crustacés : la glande du sinus, située dans les pédoncules oculaires, est une source d'hormone chromactive ; plus tard, F. Knowles démontrait l'action d'extraits du

Cahiers de Biologie Marine
Tome I - 1960 - pp. 453-463

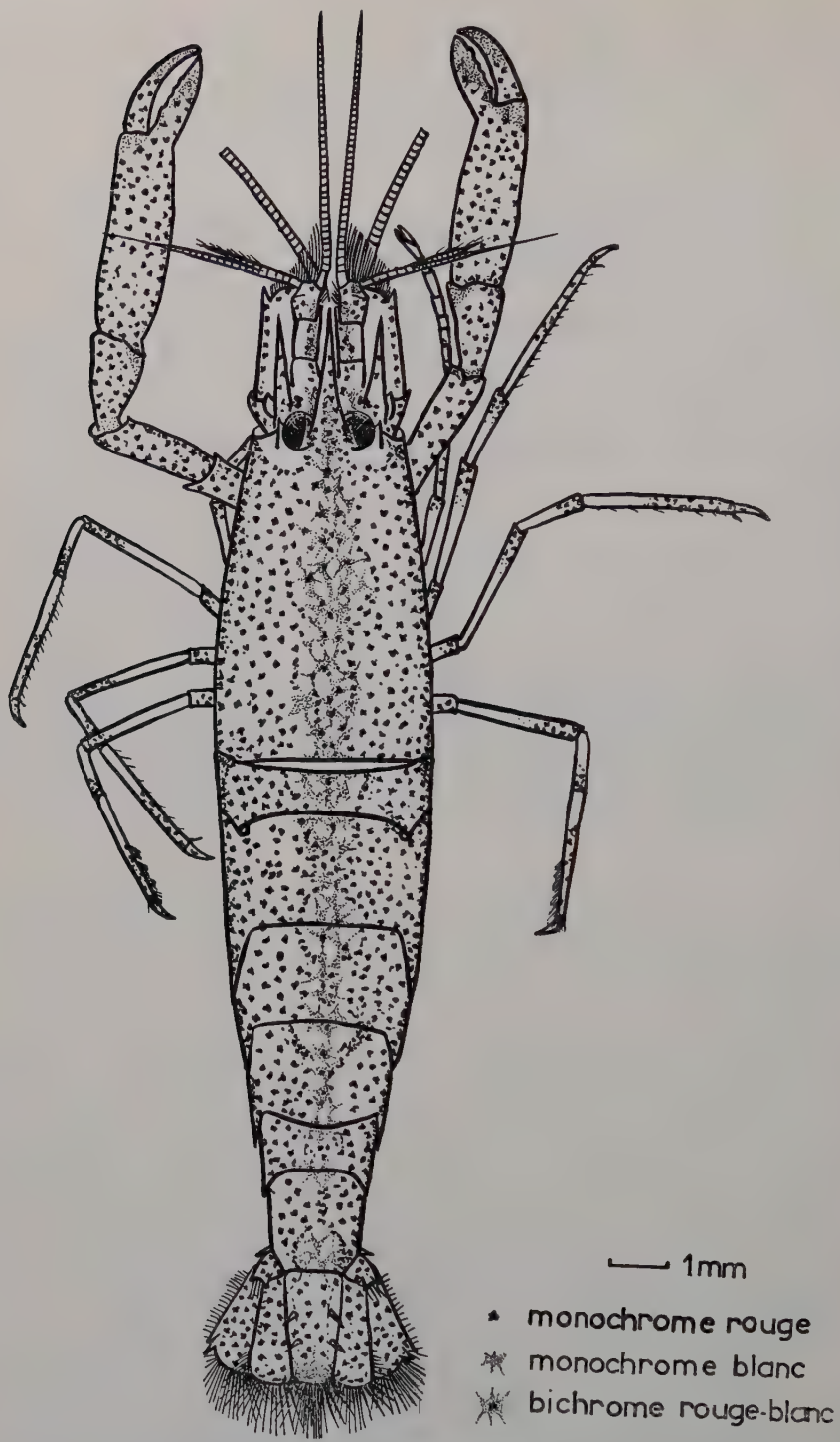


Fig. 1. — Livrée chromatique d'*Athanas nitescens* ♀ ovigère ; étalement du pigment correspondant à l'adaptation à un fond blanc.

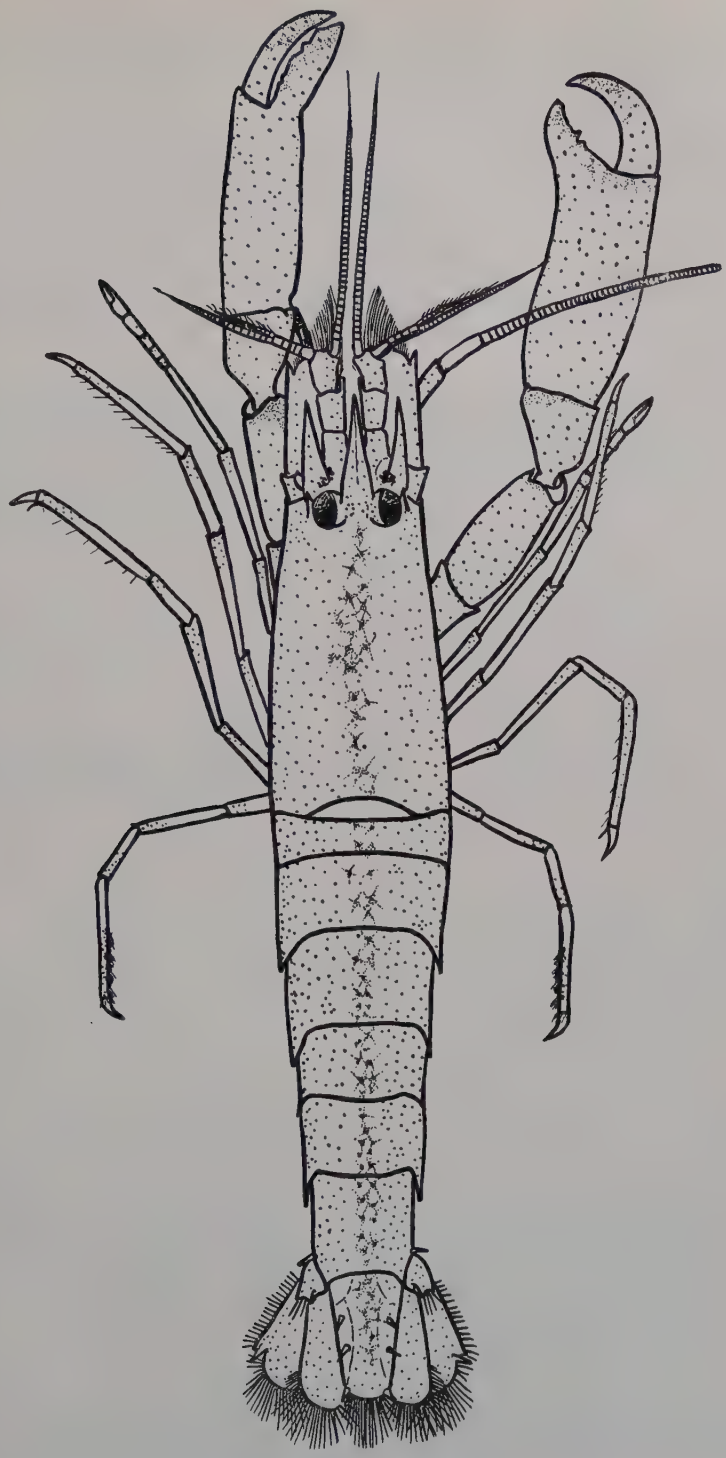


Fig. 2. — Livrée chromatique d'*Athanas nitescens* ♂ ; étalement du pigment correspondant à l'adaptation à un fond blanc.

système nerveux central. Cependant, bien que l'accomplissement de la fonction chromatique soit actuellement bien connu, il semble que certains facteurs physiologiques inhérents à l'animal soient capables de modifier ces réponses adaptatives.

Nous avons déjà vu chez *Leander squilla* que les possibilités d'adaptation chromatique sont différentes selon le stade du cycle d'intermue de l'animal. Ces premiers résultats ont été confirmés par des expériences faites sur *Athanas nitescens* comme nous allons le montrer ici et sur *Leander serratus*. De plus, il importe de considérer séparément mâles et femelles ; les résultats obtenus chez *Athanas nitescens* le montreront nettement. Enfin, d'autres facteurs encore sont à envisager et les conclusions de cette étude seront données prochainement.

Le Crustacé Décapode ayant servi de base à la présente étude, *Athanas nitescens* Leach, appartient à la famille des Alpheidés. La taille des animaux adultes varie entre 12 et 20 mm. Cette espèce très commune sur les côtes de la Manche a été étudiée à la Station Biologique de Roscoff. Les expériences ont été faites sur des mâles, sur des femelles non ovigères récoltées au printemps et sur des femelles qui, récoltées en été, sont toutes ovigères à cette saison.

Pour chacun des douze stades du cycle d'intermue définis par P. Drach, un minimum de dix animaux a été utilisé et, mâles, femelles, et femelles ovigères considérés séparément. Les expériences se rapportent donc à un nombre d'individus supérieur à trois cent soixante, observés isolément dans leur évolution adaptative.

Nous décrirons d'abord la livrée chromatique des animaux des deux sexes. Nous exposerons ensuite les résultats des expériences d'adaptation chromatique physiologique :

1° après un séjour de courte durée (quelques heures) sur fonds blanc et noir ;

2° après un séjour de longue durée (vingt-quatre jours) sur ces mêmes fonds.

Nous n'envisagerons pas ici les modifications attribuables à une adaptation chromatique morphologique.

I. DESCRIPTION DE LA LIVRÉE CHROMATIQUE. (fig. 1 et 2).

Il existe, chez *Athanas nitescens*, deux pigments : un blanc et un rouge qui peuvent se présenter soit isolément soit associés, ce qui permet de distinguer trois catégories de chromatophores :

— les monochromes rouges,

— les monochromes blancs,

— les bichromes rouge-blanc.

La répartition de ces groupes permet de définir la topographie chromatique caractéristique de l'espèce. Les monochromes rouges couvrent uniformément l'ensemble du corps et des appendices. Les monochromes blancs sont surtout abondants chez les ♀ ovigères et

se présentent en bandes assez larges sur les pleurites ; on les trouve aussi en assez grand nombre sur la première paire d'appendices locomoteurs, sur les uropodes et sur le telson ; enfin, quelques rares petits monochromes blancs sont répartis sans ordre sur l'ensemble du corps. Les bichromes rouge-blanc sont de plus grande taille que les deux catégories précédentes ; ils sont disposés en une ligne médio-dorsale allant de la pointe du rostre à la partie postérieure du telson.

II. ADAPTATION CHROMATIQUE PHYSIOLOGIQUE.

L'échelle d'étalement des chromatophores utilisée pour noter le degré d'expansion du pigment à l'intérieur du chromatophore est celle définie par J.-B. Panouse : à l'indice O, le pigment est concentré au maximum et se présente sous forme d'une tache ponctiforme tandis qu'à l'indice 5, il est étalé au maximum, remplissant tous les prolongements ramifiés de la cellule pigmentaire.

Les observations sont poursuivies pendant deux heures et les relevés, faits de dix minutes en dix minutes, permettent de tracer les courbes d'adaptation. Cette durée est très suffisante car l'adaptation est rapide et est généralement réalisée en une heure.

Les expériences ont été faites à tous les stades du cycle d'intermue ; cependant, pour ne pas surcharger ce travail de trop nombreux graphiques qui nuiraient à la clarté de l'ensemble, nous n'exposerons ici que les résultats se rapportant aux trois stades suivants :

— D_2'' : dernier stade avant la mue,

— A_1 : premier stade après la mue,

— D_0' : stade se situant à peu près au milieu du cycle d'intermue et qui correspond à l'une des périodes pendant lesquelles le pigment est le plus capable de concentration.

A ces trois stades, les courbes d'adaptation sont caractéristiques ; elles permettent une comparaison précise de la vitesse et de la capacité de migration des pigments qui traduisent le comportement chromatique respectif des ♂, ♀ et ♀ ovigères. Dans les expériences de longue durée, les résultats seront donnés pour le stade C, car il correspondait à l'état du plus grand nombre d'animaux ; il précède immédiatement le stade D_0'.

Pour chaque animal, les observations portent sur les deux pigments rouge et blanc qui, considérés séparément, doivent être distingués ainsi : le *pigment rouge* des chromatophores *monochromes* qui couvrent tout le corps ; le *pigment rouge* des chromatophores *bichromes* rouge-blanc de la ligne médio-dorsale ; le *pigment blanc* de ces mêmes chromatophores *bichromes*. Le pigment rouge s'étale par adaptation au fond noir et se concentre par adaptation au fond blanc. Le pigment blanc présente la migration inverse.

Cette étude apporte la confirmation de faits déjà connus chez d'autres espèces et la nouveauté de résultats attribuables à des facteurs auxquels il n'avait jamais été accordé de rôle dans l'adaptation chromatique.

I. Adaptation chromatique après séjour de courte durée (quelques heures) sur fond coloré.

a) *Rôle du cycle d'intermue.*

L'étude du graphique 1 de la figure 3 schématisant la concentration du pigment rouge des chromatophores monochromes d'*Athanas nitescens* ♂ lors du passage d'un fond noir à un fond blanc (point O de l'axe des temps) montre une très nette différence de capacité d'adaptation en rapport avec le stade du cycle d'intermue. Le tableau ci-dessous résume les moyennes d'indices d'adaptation :

Stades	Fond noir (étalement maximum)	Fond blanc (concentration maxima)
D_2''	**3**	1
A_1	2,3	0,3
D_0'	2,1	**0**

Ce tableau nous montre qu'immédiatement avant la mue, l'animal est capable d'adaptation au fond noir mais pas au fond blanc ; juste après la mue, l'adaptation est moins bonne au fond noir, meilleure au fond blanc, mais cette dernière n'atteint sa perfection qu'au stade D_0' où le pigment se concentre jusqu'à l'indice O.

L'étude des graphiques 3 et 5 de cette même figure met en évidence des résultats comparables et montre que la meilleure adaptation au fond noir est toujours réalisée en D_2'' (étalement maximum) et la meilleure adaptation au fond blanc toujours en D_0' (concentration maxima).

b) *Différence de comportement liée au sexe.*

Une comparaison des graphiques 1, 3 et 5 de la figure 3 met en évidence une capacité différente d'adaptation chez les ♂ et chez les ♀ ; de plus, les ♀ ovigères montrent un comportement qui est comme l'exagération du phénomène observé chez les ♀ non ovigères. Dans l'ordre de capacité décroissante de concentration de leurs pigments, on peut faire le classement : ♂, ♀, puis ♀ ovigères, d'après le tableau suivant :

Sexe	Fond noir (étalement maximum)	Stade d'intermue	Fond blanc (concentration maxima)	Stade d'intermue
♂	3	D_2''	**0**	D_0'
♀	4	D_2''	1	D_0'
♀ ov.	**4,3**	D_2''	0,4	D_0'

Ainsi le pigment ne peut se concentrer totalement que chez les ♂ (indice O au stade D_0') ; *cet état n'est pas réalisé chez les* ♀ ;

il l'est d'autant moins chez les ♀ ovigères qui, corrélativement sont capables d'accomplir une dispersion maxima du pigment (indice 4,3 au stade D_2").

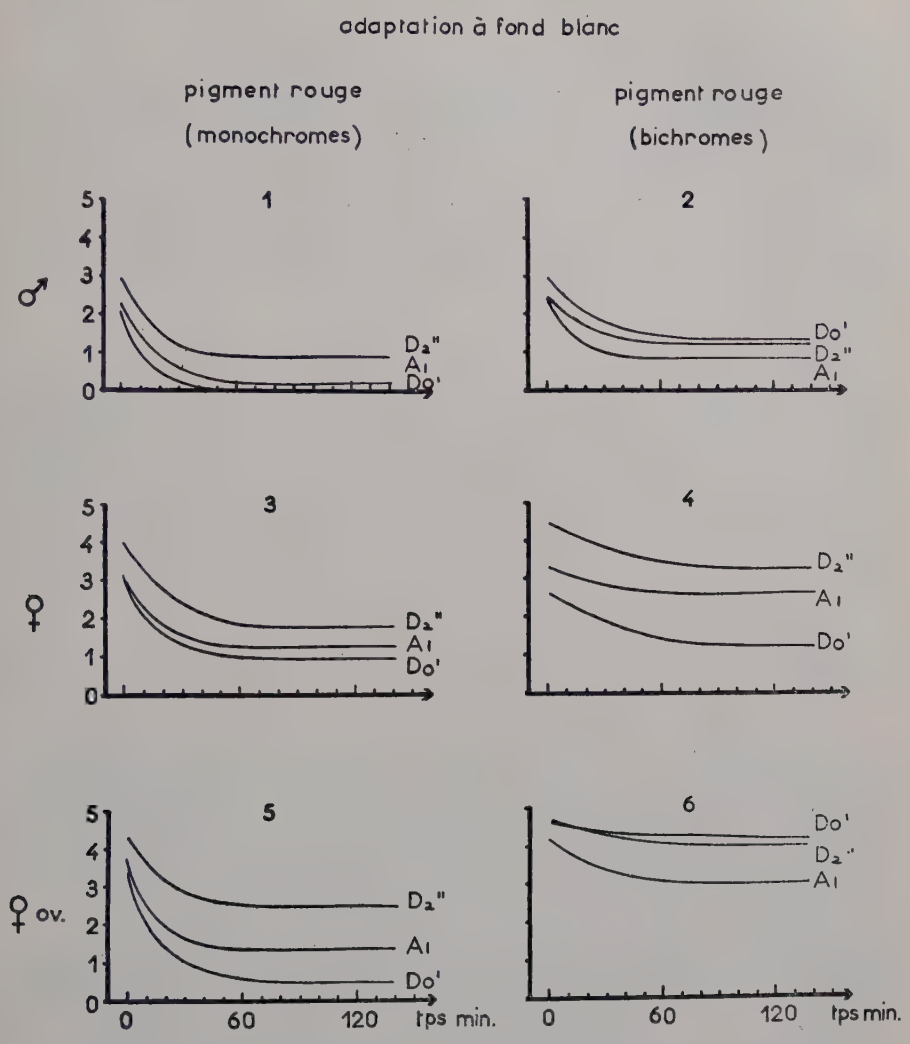


Fig. 3. — Courbes d'adaptation chromatique d'*Athanas nitescens* après séjour de deux heures sur fond noir.

En ordonnée, échelle d'étalement des chromatophores.

c) *Comportement comparé des différents pigments.*

Pigment rouge.

Un même pigment peut se comporter différemment selon qu'il est associé ou non à un autre dans un même chromatophore. Nous venons d'étudier le pigment rouge des chromatophores monochromes et nous allons constater que ce même pigment rouge associé au pig-

ment blanc dans les chromatophores bichromes de la ligne médiodorsale présente une courbe d'adaptation différente par :

— une vitesse de concentration beaucoup plus lente ;

— une adaptation au fond blanc très imparfaite ; elle peut être pratiquement nulle chez les ♀ ovigères (graphique 6 de la figure 3, stade D_0').

L'indice atteint par le pigment rouge des bichromes est toujours supérieur à l'indice atteint dans les mêmes conditions par le pigment rouge des monochromes.

L'importance du stade du cycle d'intermue est évidente dans tous les cas ; cependant, seules les ♀ présentent des résultats exactement assimilables à ceux obtenus pour le pigment rouge des monochromes (graphiques 3 et 4 de la figure 3).

Pigment blanc.

Après un séjour de deux heures sur fond noir, ce pigment ne présente aucun signe de concentration ; chez les ♀, il demeure en expansion à un indice voisin du maximum (indice 5) et chez les ♂, ce pigment se présente légèrement plus concentré ; la courbe d'adaptation au fond blanc est représentée par une ligne presque horizontale. Cependant, dans le cas de ce pigment blanc, les résultats obtenus n'apportent aucune évidence du rôle éventuel du stade d'intermue.

2. Adaptation chromatique après séjour de longue durée (24 jours) sur fond coloré.

Des *Athanas nitescens* ♂ et ♀ ovigères ont été maintenus en élevage sur fonds noir et blanc pendant vingt-quatre jours, subissant normalement l'alternance du jour et de la nuit. On a étudié ensuite leur nouvelle capacité d'adaptation chromatique en les faisant passer sur fond noir s'ils étaient restés sur fond blanc et inversement ; les résultats sont comparés à ceux obtenus après séjour de courte durée sur ces mêmes fonds.

Le rôle du cycle d'intermue est aussi net dans cette série d'expériences et les résultats concordent avec les précédents. Le comportement est toujours distinct chez les ♂ et chez les ♀.

Mâles.

Nous avons vu que chez les ♂, un séjour de quelques heures sur fond noir ne se traduit jamais par l'étalement maximum du pigment rouge. On pourrait penser qu'un temps plus long (vingt-quatre jours) permettrait un étalement lent mais progressif du pigment qui aboutirait à son expansion totale dans les chromorhizes ; or, même dans ce cas, il ne dépasse jamais l'indice 3 (graphique 1 de la figure 4 : point O de l'axe des temps). Il semble qu'il existe chez les mâles une impossibilité d'étalement du pigment rouge.

Après une longue période sur fond noir, le pigment blanc montre une concentration faible (indice 3,5), mais le passage sur fond blanc s'accompagne d'un étalement rapide (en 35 minutes) : cette vitesse n'est jamais constatée dans les expériences de courte durée.

Les ♂ restés longtemps sur fond blanc montrent ensuite une capacité pratiquement nulle d'adaptation au fond noir (graphique 2 de la figure 4).

Femelles ovigères.

Les ♀ ovigères n'avaient pas montré, dans les expériences de courte durée, une capacité de concentration totale du pigment. Elles prouvent ici une possibilité nouvelle de concentration totale (graphique 4 de la figure 4 : point O de l'axe des temps). Comme chez les ♂,

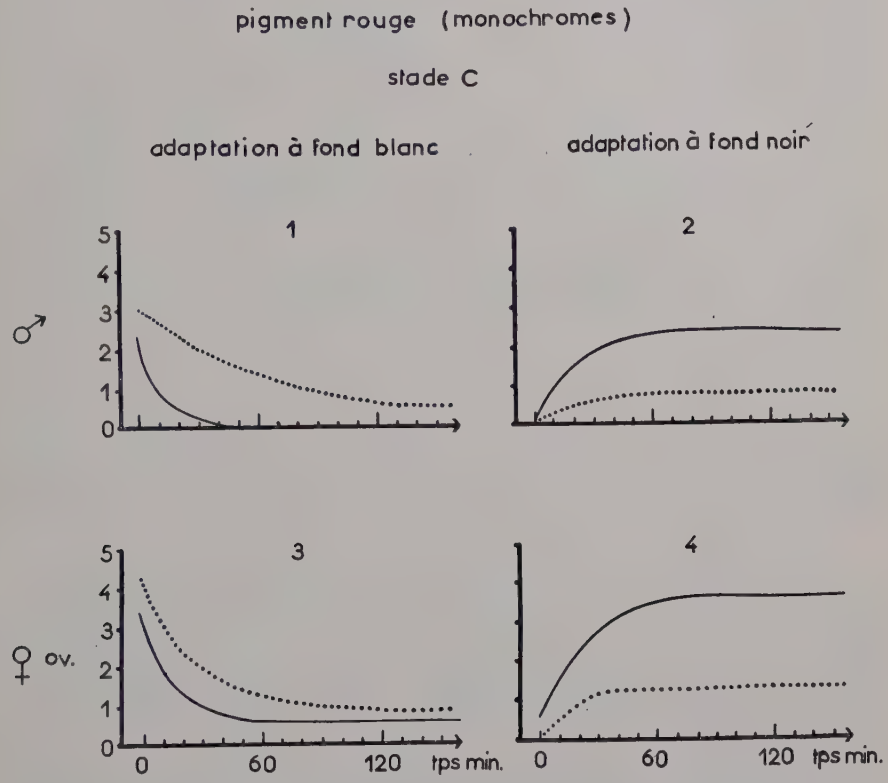


Fig. 4. — Comparaison des courbes d'adaptation obtenues chez *Athanas nitescens* après séjour de deux heures (traits continus) et après séjour de vingt-quatre jours (traits discontinus) sur fonds blanc et noir.

En ordonnée, échelle d'étalement des chromatophores.

un séjour de longue durée sur fond blanc inhibe toute possibilité d'étalement du pigment rouge par passage sur fond noir.

Un séjour de longue durée sur fond noir provoque la concentration du pigment blanc jusqu'à l'indice 2,5, mais le passage sur fond blanc provoque, comme chez les ♂, une expansion rapide.

Les ♀ ovigères restées trois semaines sur fond blanc n'offrent qu'une faible expansion de leur pigment rouge par passage sur fond noir.

L'époque à laquelle a été faite cette série d'expériences (juillet-août) n'a pas permis d'étudier les ♀ non ovigères.

III. CONCLUSIONS

Il est intéressant de comparer certains de ces résultats avec des faits analogues déjà constatés chez d'autres Crustacés Décapodes. Les variations d'amplitude de l'adaptation chromatique attribuables au cycle d'intermue ne sont qu'une confirmation de faits déjà connus chez *Leander squilla* et *Leander serratus*, espèces chez lesquelles les stades précédant et suivant immédiatement la mue sont aussi des périodes d'incapacité relative de concentration de leurs pigments.

Les résultats relatifs à un comportement chromatique différent chez les ♂ et chez les ♀ sont tout à fait nouveaux. Il semble ainsi *qu'il existerait chez les ♂ — et chez les ♂ seulement — un facteur inhibiteur de l'expansion du pigment rouge.* Les ♀ montrent une certaine incapacité à concentrer leur pigment, mais cette incapacité s'estompe par adaptation de longue durée à un fond blanc qui autorise cette possibilité ; il s'agirait ainsi d'une réaction rendue possible par le temps.

C'est aussi le temps — dans le cas présent une vingtaine de jours — qui est responsable du changement de l'allure des courbes par passage sur fond opposé : la vitesse de migration du pigment rouge diminue et celle du pigment blanc augmente. Des résultats comparables avaient été obtenus par M. Fingerman et T. Aoto sur l'écrevisse *Orconectes clypeatus*.

La différence de comportement d'un même pigment associé à d'autres, ou d'emplacement topographique différent, est bien connue chez *Leander serratus* où chromatophores bichromes rouge-jaune des raies et chromophores rouge-jaune de fond montrent des adaptations différentes. Ils sont d'ailleurs, ainsi que le pigment blanc, sous contrôle endocrinien distinct. Le pigment blanc d'*Athanas nitescens* ne semble pas montrer de différence de comportement en rapport avec le cycle d'intermue.

Il convient, en conclusion, de constater l'importance respective des différents facteurs physiologiques capables d'exercer une influence telle qu'ils transforment le comportement de l'animal ; ils agissent chacun dans un sens nettement déterminé mais concourent à la réalisation complexe du seul phénomène de l'adaptation chromatique.

Abstract

The colour-pattern of *Athanas nitescens* consists chiefly of small chromatophores containing red pigment which is able to concentrate on a white background and to disperse on a black one. Nevertheless this ability may be different according to the intermoult cycle stage and to the sex of the animal. Males never assume a total dispersion of their pigments even after a long term (24 days) black background adaptation. As for females they do not show a complete concentration of their pigments after some hours on a white background; a much longer time is always required.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

CHASSARD, C., 1957. — Modifications de la répartition topographique des chromatophores au cours de l'adaptation chromatique d'*Hippolyte varians* Leach. (Crust. Dec.). *C.R. Acad. Sc. Paris,* 245, *pp.* 2406-2409.

CHASSARD, C., 1958. — Adaptation chromatique et cycle d'intermue chez *Leander squilla* (Crust. Dec.). *C.R. Acad. Sc. Paris,* 247, *pp.* 1039-1042.

DRACH, P., 1944. — Etude préliminaire sur le cycle d'intermue et son conditionnement hormonal chez *Leander serratus* (Pennant). *Bull. Biol. France et Belgique,* 78, *pp.* 40-62.

FINGERMAN, M., AOTO, T., 1958. — Chromatophorotropins in the Crayfish *Orconectes clypeatus* and their relationship to longterm background adaptation. *Physiol. Zool. U.S.A.,* 31, *n°* 3, *pp.* 193-208.

HANSTRÖM, B., 1933. — Neue Untersuchungen über Sinnesorgane und Nervensystem der Crustaceen. *Zool. Jb. Abt. Anat. Ontog. Tiere,* 56, *pp.* 387-520.

HANSTRÖM, B., 1934. — Über das X Organ, eine inkretorische Gehirndrüse der Crustaceen. *Psychiat. neurol. Bl. Amst.,* 38, *pp.* 405-419.

KNOWLES, F.G.W., 1939. — The control of the white reflecting chromatophores in Crustacea. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli,* 42, *pp.* 174-182.

PANOUSE, J.B., 1946. — Recherches sur les phénomènes humoraux chez les Crustacés. Adaptation chromatique et croissance ovarienne chez *Leander serratus. Ann. Inst. Océan. Monaco,* 23, *pp.* 65-147.

COMPARATIVE BIOCHEMISTRY AND PHYSIOLOGY

REVUE INTERNATIONALE

VOL. I — 1960

N° 4 — Octobre 1960

SOMMAIRE

M.S. LAVERACK. — The identity of the porphyrin pigments of the integument of earthworms.

C. MANWELL. — Histological specificity of respiratory pigments. — I. Comparisons of the coelom and muscle hemoglobins of the polychaete worm *Travisia pupa* and the echiuroid worm *Arhynchite pugettensis*.

C. MANWELL. — Histological specificity of respiratory pigments. — II. Oxygen transfer systems involving hemerythrins in sipunculid worms of different ecologies.

J. ROCHE, S. ANDRÉ et G. SALVATORE. — Métabolisme de l'iode (^{131} I) et formation de la scléroprotéine iodée (gorgonine) du squelette corné chez *Eunicella verrucosa* (Pallas).

G.A. KERKUT and S. KRISHNASWAMY. — Electrical potentials in the isopoda (Crustacea).

J.A. RIEGEL and R.A. PARKER. — A comparative study of crayfish blood volumes.

C.L. SMITH. — Stability of amphibian monoamine oxidase and the inhibitory action of semicarbazide.

Les manuscrits originaux sont reçus par les Editeurs :

Dr G. KERKUT
Department of Physiology
and Biochemistry
The University of Southampton
Southampton, Hampshire, England.

et

Professor B.T. SCHEER
Department of Biology
University of Oregon
Eugene, Oregon, U.S.A.

PERGAMON PRESS

Headington Hill Hall,
Oxford.

122 East 55 th Street
New York 22, N.Y.

CHRONIQUES

LES PROCHAINES CAMPAGNES DU NAVIRE OCÉANOGRAPHIQUE "THALASSA"

Le navire océanographique de l'Institut scientifique et technique des Pêches maritimes, la « Thalassa », lancé au Havre le 12 mai 1960, est sur le point d'entreprendre ses recherches.

En attendant un article ultérieur qui décrira cette unité, voici quelques indications sur le programme général des deux premières campagnes qui doivent avoir lieu en 1960 et 1961.

La première, du 15 décembre au 15 janvier, aura pour objet de compléter les travaux que le « Président-Théodore-Tissier » a effectués en Méditerranée au cours de ses trois croisières de 1957, 1958 et 1959. Elle portera sur l'hydrologie, le plancton et la faune benthique des secteurs provençaux et languedociens au nord, des Baléares au sud. La « Thalassa » fera escale à Monaco pendant la durée du Congrès de la Commission internationale pour l'exploration scientifique de la Mer Méditerranée, du 12 au 18 décembre 1960.

Au mois de mars 1961, ce navire entreprendra une campagne de longue durée en Atlantique nord-ouest, dans un secteur comprenant les côtes orientale et occidentale du Groënland, les bancs de Terre-Neuve et la Baie du Saint-Laurent. Les objectifs de cette croisière seront essentiellement :

a) les conditions hydrologiques du Détroit de Danemark, de la Mer de Baffin jusqu'au 70° de latitude nord et des bancs de Terre-Neuve ;

b) la biologie des espèces comestibles de cette région de l'Atlantique : les différentes espèces de *Sebastes*, la morue et les autres Gadidés ;

c) des prélèvements méthodiques de plancton dans la région arctique, en surface et en profondeur, suivant les méthodes et avec les engins préconisés par les Commissions internationales ;

d) un levé du relief, et notamment des fonds très mal connus de la Mer de Baffin, sera également entrepris ;

e) enfin, une étude statistique sur les populations de *Gadus morrhua* de la Baie du Saint-Laurent sera faite en exécution des recommandations de la Commission internationale des pêcheries de l'Atlantique nord-ouest.

Cette campagne dans les régions boréo-arctiques de l'Atlantique nord-ouest se terminera à la fin du mois d'août ou au début de septembre.

Elle sera suivie de deux autres expéditions, d'une égale durée, dans les mêmes régions, en 1962 et 1963.

(Paris, 21 novembre 1960.)

Jean Furnestin.

SYMPOSIUM INTERNATIONAL SUR LA BIOLOGIE ET L'ÉVOLUTION DES MÉTAZOAIRES INFÉRIEURS

Le deuxième Symposium annuel de Biologie comparée de la « Kaiser Foundation Research Institute » s'est tenu du 6 au 9 septembre 1960, à Asilomar, Pacific Grove (California), et le 10 septembre dans le building neuf du Kaiser Center à Oakland (California), sous la Présidence du Docteur Mary Belle Allen, Directeur du Laboratoire de Biologie comparée au Kaiser Foundation Research Institute.

Ce Symposium comptait une centaine de participants et nous y avons entendu trente-sept communications. Si la majorité des auditeurs était des Américains, dix-huit « étrangers » avaient été invités par la Kaiser Foundation, qui les avait défrayés de leur voyage aux Etats-Unis et de leur séjour pendant le Congrès. Ce contingent étranger comprenait : quatre Anglais, trois Allemands, deux Autrichiens, un Belge, un Canadien, trois Français, un Italien, un Japonais, un Russe et deux Suédois.

Malheureusement le représentant de la Belgique, le Professeur Brien et un des Français, le Professeur Nigon, n'avaient pu venir pour raison de santé, et le Professeur Beklemishev, de Moscou, n'avait pu, non plus, se rendre en Californie.

Arrivée en avion à San-Francisco, j'ai trouvé à l'aérodrome le Dr Mary Belle Allen venue accueillir quelques-uns de ses hôtes étrangers : le Professeur Baldwin, le Professeur Benazzi, le Professeur Osche et moi-même.

Trois heures de voiture sur la magnifique route qui longe la côte du Pacifique nous ont conduits à Asilomar, au Nord de la péninsule de Montery. Là, dans une vaste forêt de pins qui va jusqu'aux dunes de sable blanc qui bordent l'Océan, sont éparses des maisons de bois, avec chambres, salles pour conférences, réfectoire où nous prenions nos repas en commun.

Cinq jours ont été occupés par les communications. Un certain nombre d'entre elles portaient sur la biologie comparée et la phylogénie des Métazoaires inférieurs. E. Baldwin nous parla le premier, traitant de la biochimie comparée appliquée à l'étude des Métazoaires inférieurs.

Parmi les divers clades dont il fut question pendant le Symposium, celui des Spongiaires n'a été étudié que par les deux Français, le Professeur Claude Lévi et moi-même. D'ailleurs, les Eponges ont été envisagées surtout, au point de vue de la phylogénie des Métazoaires en général, quoique Cl. Lévi ait aussi examiné les problèmes posés, dans le clade même, par la structure différente des larves.

Les clades Cnidaires et Cténaires étaient représentés par un plus grand nombre de spécialistes : C. Fulton a traité de la croissance et de la nourriture de l'Hydroïde *Cordylophora*, G.O. Mackie des connections nerveuses chez les Siphonophores, E.J. Martin posa le problème des nématocystes de *Rhodactis howesii* qui ne seraient pas urticants, le poison de l'Actinie étant localisé dans les tissus de l'animal. J.H. Phillips étudia le mécanisme de l'immunité dans le phylum des Coelentérés. Taka Komoi (dans une communication lue par T. Uchida) traita de la phylogenèse des Cténophores et T. Uchida de la position systématique des Hydrozoaires. B.H. Mc Connaughey a fait une intéressante mise au point sur les Mesozoa.

Parmi les Platodes ce sont les Turbellariés dont il a surtout été question : M. Voge parla de l'habitat et de la distribution des Turbellariés ; P. Ax, de leur phylogénie ; G. Karling, de la direction de l'évolution dans la morphologie des Turbellariés ; M. Benazzi, de la génétique des Triclades d'eau douce ; et enfin, J.B. Jennings, de la nutrition des Turbellariés, Trématodes et Rhynchocoeles. C.P. Read et J.E. Simmons ont fait une communication sur la physiologie des Cestodes.

Les Nématodes ont été largement traités aussi. E.A. Yanvood et E.L. Hansen ont parlé de l'aspect biochimique de la nutrition de *Caenorhabditis buggeae ;* D. Fairbairn, de l'adaptation biochimique des Nématodes au parasitisme ; G. Osche, de la phylogénie du développement ontogenétique du genre *Plectus*.

Parmi les autres clades de Métazoaires inférieurs, W.L. Nicholas étudia la phylogénie des Acanthocéphales ; A. Ruttner-Köliska, les Rotifères ; et K. Lang, les Archelminthes, Kinorhynchis et Priapuliens.

Mais la partie la plus vivante du Symposium a été celle consacrée aux communications et aux discussions sur l'origine des Métazoaires. Dans une très intéressante conférence, E.C. Dougherty, qui avait été le premier promoteur du Symposium, a traité de la culture des Micrométazoaires inférieurs et de l'importance de cette culture pour l'étude des affinités. Puis deux tendances se sont trouvées en présence : l'origine ciliée des Métazoaires, défendue en particulier par E.D. Hanson, O. Steinböck, pour lesquels les Acoeles seraient les Métazoaires les plus primitifs et dériveraient des Ciliés. D.D. Jensen admet, en outre, l'origine des Vertébrés à partir des Némertes. L'origine flagellée des Métazoaires, à la base desquels sont les Spongiaires, était défendue entre autres, par A. Remane, P. Ax, O. Tuzet, M. Benazzi.

Toute la durée du Symposium ne fut pas exclusivement consacrée à la science. La Kaiser Foundation a offert aux Congressistes deux banquets, l'un à Montery et l'autre à Oakland, et une soirée à Asilomar fut consacrée à un « barbecue » sur la plage.

Enfin, lors du trajet de retour d'Asilomar vers San-Francisco et Oakland, nous sommes allés visiter un parc national où sont conservés les Sequoias géants.

Odette Tuzet.

CONGRÈS INTERNATIONAL D'AQUARIOLOGIE 1960

Comité Scientifique et Technique

Président d'Honneur : **Son Altesse Sérénissime le Prince Rainier III** de Monaco.

Président : M. M. Höjgaard, Directeur du Danmarks Aqvarium, Charlottenlund.

Vice-Présidents : **M. le Professeur M. Fontaine,** membre de l'Institut, Directeur de l'Institut océanographique, Paris ; **M. L. Barriety,** Directeur du Centre d'études et de recherches scientifiques, Biarritz.

Secrétaires : **Dr. W. Schröder,** Directeur de l'Aquarium de Berlin ; **Dr. J. Garnaud,** Directeur de l'Aquarium de Monaco.

L'amplitude et l'importance de la matière méritait son élévation au rang de Congrès. Organisée sur l'initiative du Commandant J.-Y. Cousteau, Directeur du Musée Océanographique de Monaco, cette première réunion mondiale rassemblait du 21 au 26 novembre 1960 plus de cent congressistes. Elle se proposait de traiter de l'amélioration des conditions scientifiques et techniques de l'aquarium public et de l'aquarium de laboratoire.

C'est dès sa capture que l'animal doit être l'objet des plus grandes précautions si on le destine à vivre en aquarium. Les pêches effectuées au chalut et au casier procurent des animaux dans le meilleur état possible. Les espèces choisies doivent satisfaire à différentes conditions, dont la connaissance précise permettra la survie ultérieure. Elles doivent être adaptables à une nourriture que l'aquariologiste peut se procurer facilement et résistantes aux maladies et aux parasites. Les animaux eurythermes et euryhalins sont choisis de préférence. Dans tous les cas, les meilleurs résultats sont obtenus par l'acclimatation d'individus pris jeunes. Le critère de réussite le plus important d'élevage en circuit fermé, est celui de la capacité de développement et surtout de reproduction des espèces : celles qui se reproduisent en aquarium, sont qualifiées de « résistantes absolues », elles sont rares. Les exigences des animaux sont variables et il importe aussi de considérer les compatibilités de vie dans un même milieu, d'espèces écologiquement différentes.

Le nouveau milieu dans lequel l'animal va devoir vivre est recréé en aquarium. Plusieurs types de circuits sont réalisables d'après les possibilités d'approvisionnement en eau et les disponibilités en force motrice : circuit ouvert (aquarium de Roscoff), circuit demi-ouvert (aquarium de Plymouth), circuit fermé (exotarium de Francfort). L'aération et le filtrage de l'eau sont deux conditions qui doivent être parfaitement réalisées ; la plus délicate est le filtrage et les procédés employés sont de natures diverses : filtration mécanique (sable, coton de nylon), adsorption (charbon actif), irradiation (rayons ultra-

violets), ou filtration biologique (Lamellibranches et Tuniciers). Le procédé le plus séduisant, rendu possible par la nature même du lieu, est réalisé par le Professeur S. Tinker pour son aquarium d'Honolulu : un puits est creusé dans le massif corallien et l'eau en le traversant se trouve naturellement filtrée.

Les types d'éclairement se rapprochant de la lumière solaire sont les meilleurs et ils sont faciles à obtenir. La lumière polarisée peut être utilisée pour rendre plus visibles des organismes transparents. Le maintien de températures constantes est assuré par des thermostats.

Les conceptions de plans d'ensemble de l'aquarium public sont variables à l'infini. La forme générale circulaire est adoptée par le Professeur Rollefsen dans son aquarium de Bergen. A Cleveland, le Professeur W.E. Kelley a réalisé des bassins individuels de forme hexagonale qui donnent l'illusion optique de non-limitation latérale des bacs ; le même résultat est obtenu par le Docteur J. Garnaud avec des bacs de forme trapézoïdale. Les possibilités de perfectionnement dans la réalisation d'aquariums publics sont illimitées.

La conception d'un aquarium de laboratoire, considéré alors comme instrument de travail, est beaucoup plus délicate. Le circuit ouvert ne pose pas de problème difficile, mais il n'en est pas de même pour l'aquarium en circuit fermé. Trop de facteurs écologiques (ph et densité de l'eau, éclairement, etc.), ne sont recréés qu'imparfaitement et ce n'est qu'avec la plus grande prudence qu'il conviendra de considérer les résultats obtenus dans ces conditions. Les observations, faites sur des animaux en survie, ne permettent pas de conclure à des résultats définitifs ; ils devront être comparés à ceux obtenus dans leur milieu vrai, car telle est la condition essentielle qui autorise des conclusions scientifiquement valables en physiologie et en biologie.

Colette Chassard.

ÉDITIONS DE LA STATION BIOLOGIQUE DE ROSCOFF

FRANÇOIS RULLIER

ÉTUDE BIONOMIQUE
DE L'ABER DE ROSCOFF

1 volume in-8 jésus de 350 pages
Prix : 50 NF

JEAN DRAGESCO

CILIÉS MÉSOPSAMMIQUES LITTORAUX
Systématique, Morphologie, Écologie

1 volume in-8 jésus de 356 pages
Prix : 50 NF

INTERDOC-PÉRIODIQUES, 12, rue Pierre-Curie, Paris-5e
C. C. P. : Paris 11.188-05

Tome I — 1960

SOMMAIRE

CAHIER 1

PAGES

BOILLOT, G. — La répartition des fonds sous-marins au large de Roscoff (Finistère) 3

ZUCKERKANDL, E. — Y a-t-il plus d'un « espace extracellulaire » chez les Crustacés Décapodes ? 25

RULLIER, F. — Développement de *Salmacina dysteri* (Huxley) 37

LÉVI, C. — Les Démosponges des Côtes de France. - Les Clatriidae 47

BÉNARD, F. — La faunule associée au *Lithophyllum incrustans* Phil. des cuvettes de la région de Roscoff 89

BOCQUET, C., et TEISSIER, G. — Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). - I. Stabilité du polychromatisme local 103

COGNETTI, G. — Différenciation spécifique et intra-spécifique par rapport à l'habitat, de Syllidiens de la Manche et de la Méditerranée 113

CAHIER 2

BOBIN, G., et PRENANT, M. — *Electra verticillata* (Ellis et Solander, 1786), Lamouroux, 1816 (Bryozoaire Chilostome) 121

BRESCIANI, J., et LÜTZEN, J. — *Gonophysema gullmarensis* (Copepoda parasitica). An anatomical and biological study of an endoparasite living in the ascidian *Ascidiella aspersa*. - I. Anatomie 157

FAURE, C. — Etude des phénomènes de reproduction chez *Aglaophenia pluma* (L.) 185

GUÉRIN, M. — Observations écologiques sur *Convoluta roscoffensis* Graf 205

TEISSIER, G. — Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). - II. Calcul des fréquences géniques 221

RULLIER, F. — Morphologie et développement du Spionidae (Annélide Polychète) *Polydora* (*Boccardia*) *Redeki* Horst 231

PRENANT, M. — Chroniques : Recherches bionomiques récentes sur les fonds vaseux de Roscoff 245

CAHIER 3

PAGES

BAUDRIMONT, R. — Sur quelques Ulvacées de la région de Roscoff 251

DÉMEUSY, N. — Différenciation des voies génitales mâles du Crabe *Carcinus maenas* Linné. - Rôle des pédoncules oculaires 259

BOCQUET, C., LEJUEZ, R., et TEISSIER, G. — Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). - Comparaison des populations mères et des populations filles pour les Sphéromes du Cotentin 279

PRENANT, M. — Etudes écologiques sur les sables intercotidaux. - I. Questions de méthode granulométrique. - Application à trois anses de la Baie de Quiberon 295

CHRONIQUES. — La coopération des pays scandinaves en biologie marine. - Le film de recherche en biologie marine. - Colloque international du C.N.R.S. : Chimie et Physicochimie des principes immédiats tirés des Algues. - L'avenir des recherches océanographiques et la Conférence de Copenhague 341

CAHIER 4

LÉVI, C. — Reconstitution du squelette de l'éponge *Ophlitaspongia seriata* (Grant), à partir de suspensions cellulaires 353

MATRICON, I. — Etude histologique d'*Alcyonidium polyoum* (Hassall). - Caractères structuraux spécifiques d'*Alcyonidium mytili* Dalyell (Bryozoaires Cténostomes) 359

BOADEN, P.J.S. — Three new Gastrotrichs from the Swedish West Coast 397

MAGNE, F. — Le *Rhodochaete parvula* Thuret (Bangioidée) et sa reproduction sexuée 407

COGNETTI, G., et DELAVAULT, R. — Recherches sur la sexualité d'*Echinaster sepositus* (Echinoderme, Astéride). - Etude des glandes génitales chez les animaux des côtes de Livourne 421

CLÉRET, J.-J. — Etude de *Cyathura carinata* (Kröyer) (Isopode Anthuridae). - Redescription de l'espèce et discussion systématique 433

CHASSARD, C. — L'adaptation chromatique chez *Athanas nitescens* Leach (Crustacé Décapode) 453

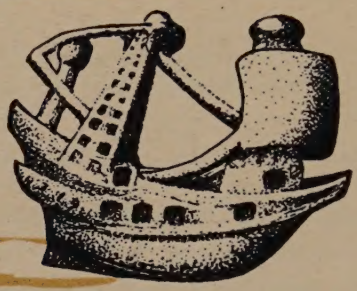
CHRONIQUES 465

Achevé d'imprimer
sur les presses de
l'imprimerie PRIEUR & ROBIN
7, Cité de Gênes, Paris-20e
le 31 Décembre 1960

Dépôt légal n° 24.830
4e trimestre 1960

Cahiers de Biologie Marine

Tome I — N° 4

SOMMAIRE

	Pages
Lévi, C. — Reconstitution du squelette de l'éponge *Ophlitaspongia seriata* (Grant), à partir de suspensions cellulaires	353
Matricon, I. — Etude histologique d'*Alcyonidium polyoum* (Hassall). - Caractères structuraux spécifiques d'*Alcyonidium mytili* Dalyell (Bryozoaires Cténostomes)	359
Boaden, P.J.S. — Three new Gastrotrichs from the Swedish West Coast	397
Magne, F. — Le *Rhodochaete parvula* Thuret (Bangioidée) et sa reproduction sexuée	407
Cognetti, G. et Delavault, R. — Recherches sur la sexualité d'*Echinaster sepositus* (Echinoderme, Astéride). - Etude des glandes génitales chez les animaux des côtes de Livourne	421
Cléret, J.-J. — Etude de *Cyathura carinata* (Kröyer) (Isopode Anthuridée). - Redescription de l'espèce et discussion systématique	433
Chassard, C. — L'adaptation chromatique chez *Athanas nitescens* Leach (Crustacé Décapode)	453
Chroniques	465